



Capacités de récupération d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) suite à un effondrement démographique engendré par une épidémie à virus Ebola

Céline Genton

► To cite this version:

Céline Genton. Capacités de récupération d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) suite à un effondrement démographique engendré par une épidémie à virus Ebola. Biodiversité et Ecologie. Université Rennes 1, 2012. Français. NNT : . tel-00788973

HAL Id: tel-00788973

<https://theses.hal.science/tel-00788973>

Submitted on 15 Feb 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1
*Mention : **Biologie***

Ecole doctorale **Vie-Agro-Santé**

Présentée par

Céline GENTON

Préparée à l'unité de recherche UMR 6553 ECOBIO
« Écosystèmes Biodiversité Évolution »
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

Thèse soutenue à Paimpont le 30 octobre 2012

**Capacités de
récupération d'une
population de gorilles
de plaine de l'Ouest
(*Gorilla gorilla gorilla*)
suite à un
effondrement
démographique
engendré par une
épidémie à virus Ebola**

Devant le jury composé de :

Lounès CHIKHI

Directeur de Recherche CNRS, UMR 5174 EDB
Rapporteur

Odile PETIT

Directrice de Recherche CNRS, UMR 7178 IPHC
Rapporteur

Sabrina KRIEF

Maître de Conférences, Muséum National
d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 7206
Examineur

Éric PETIT

Maître de Conférences, Université de Rennes 1,
UMR 6553 ECOBIO
Examineur

Nelly MÉNARD

Directrice de Recherche CNRS, UMR 6553 ECOBIO
Directrice de thèse

Jean-Sébastien PIERRE

Professeur de Recherche, Université Rennes 1,
UMR 6553 ECOBIO
Co-directeur de thèse

La forêt équatoriale, mystérieuse rencontre

« Je serais, m'assuraient-ils, mangé par les cannibales, noyé dans les torrents, dévoré par les léopards et les crocodiles, écrasé par les éléphants, submergé par les hippopotames, ou attiré dans un guet-apens et mis en pièce par le gorille. », Paul de Chaillu, 1863. Voilà ce que racontaient les côtiers gabonais aux marchands européens pour éviter que ceux-ci ne s'enfoncent plus dans les terres pour faire affaire avec d'autres ethnies¹. Encore, la forêt équatoriale nourrit l'imaginaire collectif. Moite, hostile, oppressante, grouillante, assourdissante, mystérieuse, enfer vert, en sont des qualificatifs. Les mêmes images reviennent : serpents tombant des branches au passage du marcheur, scorpions et mygales agressifs, fourmis carnivores attaquant l'homme endormi, insectes malfaisants. La machette est associée à l'image de l'homme pénétrant dans la forêt équatoriale, luttant contre l'envahissement des lianes et des herbes. Ici est bien l'image de la « jungle », ce mot d'origine indienne qui ne qualifie pas la forêt équatoriale, mais « là où l'homme ne vit pas ». Depuis peu, les reportages sur la richesse, la diversité et le caractère unique et irremplaçable des forêts humides tropicales permettent à tout un chacun, devant sa télé, de se faire une meilleure idée sur ce milieu. Il restait pour moi synonyme d'immensité, de diversité, et de découvertes, et paraissait si exceptionnel, qu'inaccessible.

Décembre 2008, me voilà assise dans une pirogue naviguant sur l'eau marron de la Mambili, au beau milieu de cette fameuse forêt équatoriale... J'SUIS RENTREE DANS LA TELE !!! Tout sourire, il ne restait plus qu'à la découvrir ! Installée au bord de la rivière avec une tente et un feu de camp, je ne suis maintenant plus qu'une toute petite pièce de cet écosystème. Tout mes sens sont en éveil. Prennent sens les expressions « se faire l'œil » et « se faire l'oreille » ; bien malin les premiers jours celui qui saura voir le serpent ou le céphalopode bleu au milieu du feuillage et des lianes, celui qui saura entendre, dénombrer et situer les éléphants incroyablement discrets, ou encore celui qui saura reconnaître le ronronnement d'une panthère à l'issue de sa chasse. Et quel plaisir, après 9 mois, de mieux appréhender cette forêt, ses habitants, ses sons, et ses pièges - *Comment ça tu n'as pas vu cette toile d'araignée jaune et gluante qui barrait la piste juste au niveau de ton visage ?... ; Et mince, je n'ai pas vu que je mettais les pieds au milieu des magnans... ; Tu n'as pas entendu les éléphants ? Cours !...* - Je me sens presque chez moi ; mais le « presque » est ici aussi important que le pisteur congolais à mes côtés ! J'ai tellement appris et tellement découvert... et il m'en reste tellement à apprendre et à découvrir.

Oui, si on ne reste pas humble et si on ne la respecte pas, la forêt peut nous rappeler à l'ordre. Oui, la machette est souvent indispensable pour se frayer un chemin. Mais lorsque l'on croise tellement de vie, tellement de diversité et pourtant de cohérence, tellement d'ingéniosité et pourtant de simplicité, lorsque l'on croise les regards curieux de colobes autour du mirador, ou le regard si troublant du gorille qui, à moins de 10 m, vous intime de ne pas approcher plus... que penser si ce n'est :

à bientôt...

¹ Julien Bonhomme, 2006. *Les tribulations de l'esprit blanc (et de ses marchandises) - Voyages et aventures de Paul du Chaillu en Afrique équatoriale*. Cahiers d'Etudes Africaines, n°183, pp.493-512

*À mes parents,
mon jumeau et ma sœur.*

Avec une pensée pour Haïdi.

Cette thèse a été réalisée de 2008 à 2012 à la Station Biologique de Paimpont, au sein de l'équipe SCA « Stratégies, Comportements, Adaptation », puis de l'équipe PaysaClim « Paysages, Changements climatiques, Biodiversité » du laboratoire ÉCOBIO « Écosystèmes, Biodiversité, Évolution » (UMR CNRS 6553, Université de Rennes 1). Ce laboratoire est fédéré par l'OSUR (Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes) et le CAREN (Centre Armoricaain de Recherches en Environnement).

RemerciementS

Un jour de septembre 2011... « Bon anniversaire ! » me dit ma mère...

... Voilà qu'elle me fêtait mes 10 années d'étude !

10 ans (à tendance 11 !), quelques lignes d'arrivée qui se transforment en arrivées d'étapes, et me voilà dans la dernière case de ce jeu de l'oie...

Les étapes eurent différents profils, de vallonné au col de première catégorie, et tout au long du parcours, ILS ont été là ; le moment est venu de me retourner et de tous vous remercier :

*Il est de ces rencontres qui participent à forger un projet professionnel. Certains « profs » et « maîtres de stage » m'ont particulièrement marquée : **Gérard Verdier**, connu comme professeur de génétique, pour sa simplicité et son plaisir à transmettre ; **Emmanuel Curvalé**, dit Manu, responsable de la prépa douillette du grenier ruthénois, et qui a si bien su supporter l'équipe que nous étions ! ; **Philippe Royer**, responsable de la seule option qui s'éloignait des vaches et du blé dans une école agro., passionné de l'environnement ; **Franck Cézilly**, passionné à la connaissance extra-large de l'écologie comportementale, convaincu et sudiste, ce qui n'enlève pas de piment. Enfin, les deux personnes qui ont clairement joué un rôle dans ma participation à cette dernière étape qu'est la thèse : **Guy Cathala**, avec qui j'ai fait mes premiers pas dans la recherche, confirmant mon intérêt pour cette émulation intellectuelle... Je me revois encore trainant dans les couloirs, les résultats de qPCR à la main, pour les analyser et les interpréter avant lui : un casse-tête n'est plus drôle si on vous donne la réponse dès le début ! Je suis restée impressionnée par sa connaissance et sa réflexion, pipe à la bouche, en toute simplicité, que ce soit pour parler jardinage ou biologie moléculaire. Il reste pour moi un exemple. J'ai aussi beaucoup repensé à lui sur cette dernière étape, lors de laquelle j'ai enfin perçu et compris une de ces remarques à mon propos ; une histoire de confiance, d'assurance, et de réussite... **Thierry Rigaud**, dont j'ai apprécié la simplicité et les échanges, même s'il ne travaille que sur des gammars ;-); mais surtout à cause, ou grâce, à qui je me suis retrouvée là : après avoir discuté de ma décision de ne pas faire de thèse, ... il m'envoyait deux jours plus tard un sujet alléchant, me décidant ainsi à jeter un œil sur les sujets proposés cette année-là. Et me voilà !*

*Il en est d'autres qui ont dû me supporter plus longtemps que prévu. Je remercie grandement **Nelly Ménard** et **Jean-Sébastien Pierre**, mes encadrants de thèse. Je n'ai eu de cesse de me dire que nous n'avions pas la même façon de penser, ni de travailler, et j'ai tant bien que mal essayé de m'y adapter, de te comprendre et de tirer des enseignements de tes années d'expérience. Merci Nelly pour ta disponibilité sans faille, et les patients suivis et corrections de mes écrits généralement transmis en dernière minute ! Intimidant, toujours vouvoyé à ce jour, et certainement sous-exploité, Merci Jean-Seb d'avoir su vous rendre disponible, et pour les nièmes explications stats. D'autres avaient jusqu'alors abandonné devant les méandres indémêlables de mes neurones stateux. Parlant des étudiants comme des siphonneurs de cerveaux... oui, oui ; et je serais bien capable de revenir à la*

charge ! Merci à vous deux d'avoir été présents tout au long de cette thèse et de m'avoir soutenue au moment de rempiler pour une 4^{ème} année.

Pascaline Le Gouar fait aussi partie des pièces maitresses de cette thèse. Merci d'avoir toujours répondu présente, et d'avoir mis tes compétences à disposition de ma thèse. Me permettant de rester lancée même au moment où il m'était devenu difficile d'assurer, ta contribution a été essentielle à cette thèse. Merci pour tous les moments sympas, de travail... ou pas.

Merci enfin à **Dominique Vallet** pour la simplicité, la bonne humeur, et la présence errante dans les couloirs et bureaux :-). Fournisseur de billets d'avion au réel comme au virtuel (les rushs sortiront un jour !).

Que serait la recherche sans étudiants et stagiaires !? Merci à **Quentin Gautier** et **Audrey Lavandier** pour m'avoir accompagnée sur le terrain. Un régal d'avoir partagé ces moments avec vous. Je pense aussi à **Sébastien Ravon**, venu découvrir brièvement les joies de la biblio. Et enfin, **Amandine Pierre** avec qui la collaboration fût clairement placée sous le signe de la complémentarité des compétences ! Parles moi de modèles, je te parlerai de gorilles... Un grand Merci pour ta contribution importante à cette thèse. Je n'oublie pas **Peggy Motsch** et **Guillaume LeFlohic**, qui ont assuré un recueil de données juste avant mon arrivée.

Je tiens aussi à remercier **Guillaume Evanno**, **Luc Madec**, et **Pascale Leroy**, pour avoir été présents pour suivre et critiquer mon travail lors de comités de thèse ou autre.

Merci aussi à **Lounès Chikhi**, **Odile Petit**, **Sabrina Krief**, et **Eric Petit**, pour avoir accepté de prendre le temps de considérer et de discuter cette étude.

Ils font partis des bâtisseurs originels de cette thèse : je remercie tout particulièrement mes prédécesseurs : **Florence Levréro**, **Sylvain Gatti**, **Romane Cristescu**, **Damien Caillaud**, pour la mise à disposition de données et d'idées ! Ainsi que pour les discussions que l'on a pu avoir au cours de mon travail. J'espère que l'on poursuivra nos collaborations, les sujets ne manquent pas pour ça ! Une mention particulière à **Romane**, avec qui ce fut très agréable de travailler, même si c'était via mails !

Je pense aussi à **Valérie Briand** ; Merci pour ta bonne humeur et tes doigts magiques capables de dénicher l'article écrit à la plume et publié en 1852.

Il est de ces soutiens à la recherche auxquels on ne pense pas toujours. Merci à **Daniel Cluzeau**, Directeur de la Station Biologique de Paimpont, pour avoir accordé l'achat et l'installation d'un panier de basket, promesse de pauses actives et de défoulement :-). Merci aussi à **Kévin Hoeffner**, **Amandine Chapelain** et **Raphaël Marichal** pour m'avoir accompagnée dans ces moments sportifs de détente de neurones.

Plus sérieusement, Merci **Daniel** pour le dynamisme et l'ouverture que tu as apporté à la Station.

Certains ont joué le jeu sur un plateau de tournage, d'autres firent partie de l'unique et trop éphémère équipe de foot de la Station, d'autres encore m'ont nourrie « comme à la maison », tous ont fait partie à un moment où à un autre de ma vie de Stationnaut(e) :

Marc Lebourvier, le premier à m'avoir mise à l'aise à mon arrivée, avec son humour « vas'y que je t'envoie chi** ». Du genre que l'on est content de croiser tous les jours. **Hervé Amat**, dans le même genre en plus furtif. **Guénola Péres**, auteur géniale de l'histoire de Paulo ~~et~~ est Paula, et avec qui j'espère avoir dorénavant l'occasion de passer plus de temps. Ils font aussi partie de « l'équipe ver de terre », sans laquelle la Station paraît si vide : **Hoël Hotte**... sacré Hoël ! il n'en rate pas une ! et pourvu que les joutes régionalistes perdurent. **Muriel Guernion**, qui a laissé un vide à la Station, Merci pour la gentillesse et la disponibilité, à bientôt sur une session surf ! **Antoine Dewisme**, Merci pour les soirées raclette, morbiflette, et autres plats odorants, ça fera un poil plus loin mais t'es toujours le bienvenu pour une soirée match. Je n'oublie pas non plus **Natacha Delaveau** et **Nasser Ado**.

Niveau 53... **Eric Petit**, absolument sous-exploité, alors que tu as plein de choses à m'apprendre, je vais me rattraper ! **Yannick Delettre**, qui doit toujours passer vérifier la croissance de mon arbre intramuros, Merci pour la bonne humeur et l'attention. **Benoît Heulin**, **Philippe Morand**, et **Philippe Vernon**, que l'on croise à la Station aussi souvent que le Soleil en Bretagne (fallait bien que je le glisse !), Merci pour les prises de nouvelles et mots sympas glissés au détour du couloir.

Les gens d'en bas... Merci à **Pierre Deleporte** pour les interminables mais néanmoins enrichissantes discussions (qui a dit monologue ?). Il en est d'autres que je n'ai eu que trop rarement l'occasion de croiser, et finalement plus à des milliers de kilomètres, je pense à **Alban Lemasson** et **Catherine Blois-Heulin**. Passons au pôle d'activité de ce niveau : le bureau des thésard(e)s : Merci à **Agnès Candiotti** pour les répèt' à Kyoto, avec en bonus les ajustements de mon accent english très frenchie sudiste, et pour la séance en plein air de latin training. Merci pour l'ensemble des moments sympas passés avec **Carol Sankey**, **Clémence Lesimple**, **Hélène Thielges**, **Jacques Prieur**, **Céline Rochais**, **Audrey Maille**, **Dorothée Kremers**. Sans oublier l'incontournable **Arnaud Rossard**, toujours fidèle à lui-même, et présent pour les autres. On devrait enfin pouvoir passer plus de temps ensemble avec **Hélène**.

Pourtant des habitués, ils ne sont que de passage : les « hivernants », sociables par définition ; je pense notamment à **Anaëlle Atamaniuk** (un beau nom d'inuit !), et **Alexia Garnier** dont je vais avoir du mal à profiter... histoire de calendriers de mission !

J'attends le retour de sa bonne humeur et compétence : Doc info. **Hafid Mokadem**, c'est quand que tu reviens ?

J'ai apprécié l'ambiance familiale des repas du midi, en partie due aux repas concoctés. Un grand Merci aux « Mamans » pour leur bonne humeur et gentillesse : **Soizic Joly** et **Maryvonne Lefevre**, ainsi qu'à **Catherine Lebourvier**, sans oublier **Eric Chanu**, dont le sourire, l'accent, et la

blague, m'ont apporté un inestimable rayon de Soleil... m'enfin, un peu lâche, Chef Eric est vite allé retrouver les cigales !

Un grand Merci aussi aux bricolos : **Michel Lefevre** et **David Esnault** pour m'avoir permis de prendre l'air pendant des pauses sympas et actives.

Un très grand Merci aussi bien sûr à **Léon Mba Ngoua**, gardien de la Station et multi-tâches de son état, pour l'accueil, la bonne humeur, les discussions et révolutions, le soutien, les soirées match, etc.

Enfin, un grand Merci aussi à « l'administration » : **Catherine Racineux** et **Fabienne Peron**, pour leur efficacité, disponibilité et bonne humeur !

Et puis, parce que bien souvent nous ne sommes stationnaires qu'un temps, il y a aussi les « ex », partis depuis plus ou moins longtemps mais pas oubliés : **Jean-François Mboumba**, la blague de l'Afrique !, au plaisir de se croiser plus souvent sur un terrain ou ailleurs ; **Karim Ouattara**, que je remercie pour l'accueil et les bons conseils ; **Hélène Bouchet**, notamment pour tous les bons moments partagés au Japon ; **Muriel Basile**, partie avant que je ne puisse en profiter, mais dont j'ai eu le temps d'apprécier la gentillesse, bonne humeur, et volonté. Merci aussi à **Xavier Compare**, pour les quelques soirées d'été au grand air.

Puis il y a ceux avec qui j'ai partagé, lorsque l'on n'était pas en mission au bout du monde (ou à la Capitale... Rennes), le « bureau des thésards 53 » : Réaménagement, peinture, salle café de remplacement, mais surtout, qui l'eût cru, bureau très calme et studieux ! Sont passés et ont été inspirés dans ce bureau : **Glenn Dubois**, aux intarissables connaissances naturalistes, parti au bon moment pour que je lui pique son bureau à côté de la fenêtre. **Mathieu Laparie**, mammifère touffu mais non velu, visible au crépuscule, au régime alimentaire chocolaté, et insatiable. Par amour du sport... il a quand même préféré travailler sur des mouches sans ailes, ça évite de leur courir après. **Charlène Briard**, et pourtant Anonyme, Sudiste, enfin presque... pas le même... bref, c'est pas pareil quoi ! ;-)) Je dirais bien heureusement qu'elle était là pour préparer le café, mais je ne bois pas de café. Encore un an à partager le bureau, je serai là dans ta dernière ligne droite comme tu l'as été pour moi. Apportant une touche internationale, Qi Zhao, plus connue sous le nom de **Anna**, fut aussi locataire ponctuelle du bureau ; ainsi que **Radosoa Andrianarivoarivelo** (oui, un concours a été lancé ; à celui qui retiendrait et réécrirait correctement son nom le plus rapidement !), un sacré bosseur, mais pas le dernier non plus pour faire la fête, Merci pour le partage et les bons moments passés ensemble. À ceux qui sont encore là : face au mur pour rester concentrée, cette fois je ne vais pas tarder à me retourner !

Ils ont fait partie de la face rennaise de ma thèse, j'ai aussi une pensée pour les doctorants rennais de l'UMR que j'ai pu croiser en salle K'Fet, en organisation de colloque, ou au détour d'un couloir.

Merci aussi à l'ensemble des personnels de la Station Biologique de Paimpont et de l'UMR ECOBIO pour leur rôle indispensable de « soutien à la recherche ».

Certains moments de ma thèse furent particulièrement riches en partage et en ouverture, et donc très agréables et riches en apprentissage :

Je repense notamment au groupe de la formation « Communication et management », emmené par **François Baty-Sorel**, un très grand Merci pour ces trois jours qui furent bien au-delà d'une formation, et dont les enseignements tirés me seront bénéfiques à long-terme dans le personnel comme dans le professionnel. Je repense aussi à cette incroyable expérience que la gestion de projet avec des équipiers d'horizons divers... le challenge allant jusqu'à arriver à travailler avec une personne venue de psychologie !! N'est-ce pas **Hélène Pasquier** ? Différentes façon de voir les choses, différentes habitudes de travail, différents raisonnements, mais le tout dans la contribution et la collaboration. Un vrai travail d'équipe, efficace et plein d'enthousiasme malgré la distance et le manque de temps, Bravo et Merci à tous !! **Jacinthe Aubert**, **Cécile Beaumin**, **Karima Bouzerzour**, **Frédéric Derbré**, **Hélène Pastorelli**, et **Frédéric Verger**. Merci aussi pour l'analyse de **Dominique Cloarec**, et l'enthousiasme de **Jean-Michel Guiraud**. De beaux moments passés tous ensemble.

Je remercie aussi toutes les personnes anonymes que j'ai pu croiser dans mes actions de vulgarisation notamment, m'écoutant ou venant vers moi les yeux brillants, intéressés d'en savoir plus, et rêvant parfois d'être à ma place. Merci pour ces échanges, mais aussi pour la confiance et la motivation qu'ils ont pu me donner.

Je remercie aussi **Alain Pavé**, Directeur du CNRS-Guyane, pour cet échange que l'on a eu, un soir, autour d'un verre, et la vision partagée de la recherche et de son « évolution ».

Je tiens aussi à remercier **Bourges José Djimbi**, **Pierre Ngouembe**, Directeurs du Parc National d'Odzala-Kokoua, **Jan De Winter**, responsable de la composante Congo-ECOFAC, **Armel Itoua Malima**, Chef du personnel, **Hippolythe Ibata**, **Guy Mpion**, logisticiens, **Guillaume Mbiemi**, magasinier, pour m'avoir permis de réaliser ces missions incroyables à la découverte des gorilles et de la forêt équatoriale. Un grand Merci aussi à tous mes compagnons de forêt sans qui le recueil des données n'aurait pas été possible, et pour la vie agréable que l'on a menée ensemble : **Rémy Andembo**, **Jean Bruno Lépalé**, **Sylvain Yaba Ngouma**, **Sylvain Ngouma**, **Roger Babena**, auxiliaires de recherche, **Fortuné Koyi**, **Charles Boyoko**, **Gérard Ngoya**, pisteurs, **Rolland Ipépé**, **Eric NGouanda**, **Sylvain Obeyi**, aides de camp, **Marcelin MBongouabeka**, **Roc Mimiessi**, **Rodrigue Anengo**, pinassiers.

Les congolais font partie à part entière de cette histoire de thèse. Un immense Merci pour l'accueil, le partage, l'écoute, les échanges, les fruits et poulet offerts quand vous appreniez que je resterais trois mois en forêt, les « Mboté Céline » de toutes parts ; je me suis sentie comme chez moi, et c'est avec grand plaisir que l'on se retrouvera. Vous avez déjà connaissance de mes remerciements particuliers, je vais donc ici tous vous remercier d'un seul élan pour l'ensemble de mon aventure

congolaise : **Marie-Félicie, Imbolo, Etienne, Rodrigue, Tit, Donald, Roméo, Vidrich, Zephirin, Jacques, Guy, Rémy, Zito, Franck, Tiberge, Anthony, Fabrice, Jason, Nicaise, Bosco, Lydie, Asté, Davi, Mamoud, Romaric, Thérèse, Prichérie, Aurnich, ...**

Une pensée enfin en souvenir d'**Abib** et de **Damase Ekondzo**.

Sur un plan plus personnel, je remercie la **Bad Company Bretonne** pour m'avoir accueillie les bras ouverts après m'avoir testée sur une embuscade de 45 km en solitaire avec Huit, et sur un treck de xxx km de fin de partie... finie ? Merci à la BCB et ses amis pour les moments partagés de RS et de team play, inégalable pour se changer les idées, sans parler de votre potentiel niveau connerie !

En rétrospective de ces 10 années d'étude, je pourrais remercier beaucoup d'amis croisés sur ce chemin, et qui ont cru en mon projet. Je me contenterai de ceux qui étaient là durant ma thèse, dans les moments de détente, comme dans ceux où mes deux épaules et mon optimisme ne suffisaient plus, et que la volonté n'avait plus rien à voir avec l'histoire. Je remercie **Antoine Gignoux-Froment** pour l'incalculable mois de travail serein qu'il m'a apporté dans la dernière ligne droite. Je remercie **Sylvain Mouginot** d'avoir toujours le sourire et pour avoir eu la patience de m'appeler tous les matins lorsque les réveils ne suffisaient plus. Merci à tous les deux aussi de m'avoir accompagnée dans mes cures de bols d'air, au bord d'une falaise irlandaise, ou de la Méditerranée au son des bodégas et des cigales. Merci aussi à **Lucie Diglé** pour les moments détente ou compét' passés ensemble. Elle ne se rend certainement pas compte du rôle qu'elle a joué : Merci **Candice Pagès** d'avoir ponctué mes journées de bureau de tes sms à la con. Enfin, Merci à tous pour votre soutien et vos encouragements sans faille : **Tatoo Molé, Lucie Deltour, Emilie Bulleryal, Denis Hector, Céline Azais et Cédric Poujol, Thierry Polge**, sans oublier une mention spéciale pour **Ulrich Assankpon**, promis on trouvera un moyen de traverser le fleuve Congo cette fois ! Quelle idée de se retrouver tous les deux à bosser au Congo... mais pas le même !

Il me reste enfin à remercier mes proches, bien qu'il soit difficile de trouver des mots à la mesure des remerciements que j'aimerais leur adresser. Je remercie **ma famille au sens large**, pour avoir toujours eu une oreille attentive à mes projets, et l'incalculable soutien qu'elle m'a apportée tout simplement en croyant en moi et en ma réussite. D'arrivée d'étape en arrivée d'étape, ils se sont toujours demandés ce que j'allais bien devenir. « Les félins en Afrique », ce n'est pas un peu utopique ? Tu devrais réfléchir à une autre porte de sortie. Et sinon, après, tu penses faire quoi concrètement ? Tu n'en a pas assez avec tous les diplômes que tu as ? La « vie d'étudiante » ça ne va pas durer éternellement, il va falloir que tu trouves un « vrai travail » un jour. Il n'empêche qu'ils m'ont toujours suivie et soutenue tout au long de cette épopée ! Je remercie **ma Marraine et les Roumesy** pour avoir toujours répondu présents lorsque j'en avais besoin, et pour m'avoir notamment accueillie un bout de temps à un moment où je revenais cette fois d'une chasse à la

*marmotte et où, comme toujours, cela se terminait en une période de rédaction. Je remercie aussi mes **Grands-parents**, mon **Jumeau** et ma **Sœur**, pour croire tellement en moi !! Enfin, je remercie énormément, et bien plus que ça encore, mes **Parents**, qui m'ont permis de poursuivre de longues, si longues études, sans jamais remettre en question mes choix et mes objectifs ; je les remercie aussi pour tout leur soutien dans les innombrables moments de doutes, et leurs conseils qui m'ont permis d'avancer. Ça y est, cette fois je suis au bout, et je suis arrivée là où je voulais, même si... En tous cas, ça y est, on est à peu près sûrs que je ne finirai pas « balayeur de zoo ».*

Merci à tous.

Et Merci à cette thèse, ses gorilles, et tous les enseignements qu'elle m'a apportée sur moi, les autres, la science, ...

Comment ça « les félins en Afrique » c'est un peu utopique ?

Et « les gorilles en Afrique », c'est comment ?!

RÉSUMÉ

Cette étude se place dans le contexte des maladies infectieuses émergentes maintenant reconnues comme une menace majeure de la biodiversité. Engendrant un taux de mortalité atteignant 95 %, les épidémies à virus Ebola ayant affecté les populations de gorilles de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) conduisirent à la classification de ce taxon comme « En danger critique d'extinction ». Cette étude s'intéresse aux capacités de récupération de ses populations. Grâce à des données uniques d'observation en phase pré- et post-épidémique, nous avons évalué l'impact de l'épidémie sur la structure et la dynamique sociale d'une population et estimé son potentiel de récupération au cours des six ans qui ont suivi. Nos résultats de démographie et de dynamique, couplés à des approches statistique et de modélisation démographique détaillée au niveau des classes d'âge et de sexe, et intégrant l'immigration, nous ont permis de mettre en évidence 1) un impact délétère sur le potentiel reproducteur, du fait de l'organisation sociale du gorille ; 2) les atouts de la flexibilité et de l'organisation sociale dans la récupération de la structure de la population ; 3) le rôle de l'immigration pour la récupération à long-terme des effectifs. La mise en évidence de caractéristiques structurelles typiques d'une population affectée par Ebola nous a permis de montrer qu'une population voisine étudiée était indemne. Ceci met en évidence l'impact hétérogène des épidémies au niveau régional, induisant probablement un certain degré de fragmentation des populations. Ce nouvel élément permet de discuter les hypothèses d'émergence et de propagation du virus, et pose la question de l'impact de la fragmentation de la population sur sa dynamique globale et sur la récupération des populations locales affectées. Nos résultats suggèrent une faible résilience des populations de gorilles de plaine face à Ebola et la menace de ce virus pour la persistance des populations. Cependant, une meilleure connaissance du potentiel de flux d'individus au niveau régional et le développement de modèles démographiques prenant en compte cette dimension permettrait de mieux préciser cette résilience.

Mots-clés : *Gorilla gorilla gorilla*, Ebola, maladie infectieuse émergente, effondrement démographique, capacité de récupération, structure, dynamique, socialité, capture-recapture, modélisation démographique

ABSTRACT

This study takes place in the context of emerging infectious diseases now recognized as a major threat to biodiversity. The impact of Ebola epidemics which induced up to 95% mortality in Western lowland gorilla populations (*Gorilla gorilla gorilla*) led to the classification of this taxon as "critically endangered". This study focuses on the recovery potential of gorilla populations after Ebola. On the basis of a unique set of data in pre- and post-epidemic periods, we evaluated the impact of the epidemic on the social structure and dynamics of a population. We then estimated its potential of recovery during the six years following the outbreak. Our results on demography and dynamics, coupled with statistical approaches and a modeling work at a demographic age and sex level, including immigration, showed 1) a deleterious impact on the breeding potential, because of the social organization of gorillas, 2) the advantages of the social flexibility and the social organization of gorillas in the recovery of the demographic structure of their population, 3) the role of immigration in the long-term recovery of population size. Our determination of the demographic features characterizing a population affected by Ebola allowed us to specify that a studied neighboring population was unaffected. These findings highlighted that Ebola impact had been heterogeneous at a regional level, which probably induced some population fragmentation. This new insight lets discuss the hypotheses on the emergence and spread of the virus and questions the impact of the fragmentation on population dynamics and recovery of affected local populations. Our results suggest a low resilience of populations of lowland gorillas against Ebola virus and the threat to population persistence. However, a better understanding of the ability of individuals to disperse at the regional level and the development of demographic models that take into account this dimension would allow to better clarify this resilience.

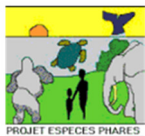
Keywords : *Gorilla gorilla gorilla*, Ebola, emerging infectious disease, demographic crash, recovery, structure, dynamics, sociality, capture-recapture, demographic modeling

Cette étude a été menée en accord avec les directives d'éthique du CNRS et de l'Université de Rennes 1. Il s'agit d'une étude d'observation. Les observateurs observaient discrètement à partir d'un mirador, et n'ont jamais essayé d'approcher ou de rentrer en contact étroit avec les gorilles. Les autorisations pour cette étude ont été délivrées par le Parc National d'Odzala-Kokoua et le Ministère du Développement durable, de l'Économie forestière, et de l'Environnement de la République du Congo.

Financements



À travers mon accueil par l'Unité Mixte de Recherche 6553 – ECOBIO, l'Université de Rennes 1 et le CNRS ont pris part au financement de cette étude.



Le travail de terrain, pilier de cette étude, a été soutenu par le Groupement d'Intérêt Public - ECOSystèmes FORestiers (GIP - ECOFOR) et par le programme « Espèces Phares », lui-même initié par ECOFAC. ECOFOR est un groupement français soutenant des programmes collectifs de recherche portant notamment sur le fonctionnement et la gestion des écosystèmes forestiers tempérés et tropicaux. Lancé par l'Union Européenne, ECOFAC est un programme régional de conservation et de valorisation des ECOSystèmes Forestiers d'Afrique Centrale. La mise à disposition durant trois mois de deux téléphones satellites a été sponsorisée par Rent2Connect, entreprise de location d'outils de communication.



Mon financement personnel a été assuré par une allocation de recherche du Ministère de la Recherche et Technologie, et a bénéficié du soutien des parcs zoologiques La Bourbansais et La Palmyre.



La communication des résultats de cette étude, à travers ma participation aux congrès de la Société Internationale de Primatologie, a bénéficié du soutien de la Région Bretagne en 2010, et a été entièrement financée par le Parc Zoologique d'Amnéville en 2012.

Sommaire

TABLE DES FIGURES	1
TABLE DES TABLEAUX	2
TABLE DES ANNEXES	3
INTRODUCTION GENERALE	7
I - UNE BIODIVERSITE ANIMALE MENACEE	7
II - A L'ECHELLE DES POPULATIONS, IMPACT SUR LA STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE ET RISQUES LIES A UN FAIBLE EFFECTIF	9
III - CAPACITES DE RECUPERATION DES POPULATIONS	11
III. 1) L'arrêt de la pression, tout simplement	12
III. 2) Le rôle du recrutement	12
III. 3) Les réponses compensatoires des organismes	13
III. 4) Le rôle de la structure démographique	16
III. 5) Le rôle de la structure sociale	17
IV - PRESENTATION DE L'ETUDE	18
Contexte	18
L'observation sur clairière	18
Objectifs	19
Organisation générale du manuscrit	20
CHAPITRE 1 : METHODOLOGIE GENERALE	21
I - MODELE D'ETUDE	21
I. 1) Le gorille de plaine de l'Ouest (<i>Gorilla gorilla gorilla</i>)	21
I. 2) Le virus Ebola	29
II - SITES D'ETUDE ET POPULATIONS ETUDIEES	33
II. 1) Le Parc National d'Odzala-Kokoua, République du Congo	33
II. 2) La saline Lokoué et sa population de gorilles	37
II. 3) La saline Romani et sa population de gorilles	38
III - PERIODES D'ETUDE	39
IV - METHODES D'OBSERVATION	40
Identification des individus	40
Détermination de la classe d'âge et du sexe	41
Détermination du type d'unité sociale	42
Dénomination des individus	43
CHAPITRE 2 : QUEL POTENTIEL DE RECUPERATION POUR UNE POPULATION DE GORILLES DE PLAINE DE L'OUEST, SUITE A UNE EPIDEMIE A VIRUS EBOLA ? RESULTATS DE 10 ANNEES DE SUIVI	45
I - SYNTHESE	45
II - ARTICLE: RECOVERY POTENTIAL OF A WESTERN GORILLA POPULATION FOLLOWING A MAJOR EBOLA OUTBREAK: RESULTS FROM A TEN YEARS STUDY	48
II. 1) Abstract	48
II. 2) Introduction	49
II. 3) Materials and methods	50
II. 4) Results	53
II.4. a) Changes in the Lokoué population structure after the Ebola outbreak	53
II.4. b) Demography and dynamics of the Lokoué population after the Ebola outbreak	59
II. 5) Discussion	62
II. 6) Supplement material	68

CHAPITRE 3 : MODELISATION DU DEVENIR D'UNE POPULATION DE GORILLES DE PLAINE DE L'OUEST, SUITE A UNE EPIDEMIE A VIRUS EBOLA.....69

I - PARTIE I : QUEL IMPACT POUR EBOLA SUR LA DYNAMIQUE SOCIALE D'UNE POPULATION DE GORILLES : UNE ANALYSE PAR MODELISATION MULTI-ETATS.....69

I. 1)	Synthèse.....	69
I. 2)	Article soumis : How Ebola impacts social dynamics in gorillas: a multistate modeling approach.....	74
I.2. a)	Abstract.....	74
I.2. b)	Introduction.....	75
I.2. c)	Materials and methods.....	77
I.2. d)	Results.....	82
	Local adult survival.....	82
	Social dynamics.....	83
	Adult immigration.....	87
I.2. e)	Discussion.....	88

II - PARTIE II : ETUDE PRELIMINAIRE DE LA DYNAMIQUE A LONG-TERME DE LA POPULATION DE LOKOUE : APPROCHE PAR LA MODELISATION.....99

II. 1)	Introduction.....	99
II. 2)	Méthodologie.....	101
II. 3)	Résultats.....	105
II.3. a)	Taux de croissance asymptotique intrinsèque de la population de Lokoué.....	105
II.3. b)	Comparaison de la dynamique projetée et des effectifs observés de la population de Lokoué.....	105
II.3. c)	Dynamique projetée à partir de la dernière année de suivi de la population de Lokoué.....	107
	Sensibilité du modèle à l'immigration.....	107
	Sensibilité du modèle à la survie des différentes classes.....	108
II. 4)	Discussion.....	109

CHAPITRE 4 : LA POPULATION DE ROMANI : MISE EN EVIDENCE DE L'HETEROGENEITE SPATIALE DES EPIDEMIES A VIRUS EBOLA A L'ECHELLE DU PARC NATIONAL D'ODZALA-KOKOUA (REP. DU CONGO) ..117

I - INTRODUCTION.....117

II - MATERIELS ET METHODES.....120

III - RESULTATS.....125

III. 1)	Structure de la population de Romani et comparaisons avec la population de Lokoué avant et après les épidémies à virus Ebola.....	125
III. 2)	Dynamique de la population de Romani.....	130

IV - DISCUSSION.....139

IV. 1)	Romani et la question de la propagation des épidémies à virus Ebola.....	139
IV. 2)	Dynamique de la population de Romani.....	143

CONCLUSION GENERALE.....149

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....157

ANNEXESi

Table des Figures

CHAPITRE 1 :

FIGURE 1 – GROUPE REPRODUCTEUR DE GORILLES DE PLAINE DE L'OUEST	21
FIGURE 2 – DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DES QUATRE SOUS-ESPECES DE GORILLES (d'après Stewart, 2003)	22
FIGURE 3 – UN DOS ARGENTE (ROBIN) PROBABLEMENT EN TRAIN DE MANGER DES TERMITES	25
FIGURE 4 – TRANSFERTS OBSERVABLES, DES MALES ET DES FEMELLES ADULTES OU EN FIN DE MATURATION, ENTRE LES DIFFERENTS TYPES D'UNITE SOCIALE (d'après Douadi, 2007)	26
FIGURE 5 – PREMIERE PHOTO DU VIRUS EBOLA PRISE AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE A TRANSMISSION	29
FIGURE 6 – LOCALISATION, ANNEE D'OCCURRENCE, ET VIRUS CONCERNE PAR LES EPIDEMIES HUMAINES A FILOVIRUS RECENSEES	30
FIGURE 7 – MECANISMES DE TRANSMISSION DU VIRUS EBOLA (Groseth, <i>et al.</i> , 2007)	31
FIGURE 8 – SITUATION DU PARC NATIONAL D'ODZALA-KOKOUA (PNOK)	33
FIGURE 9 – CARTOGRAPHIE DES DIFFERENTS TYPES D'HABITAT CONSTITUANT LE PNOK (P. ngouembe, 2010) ET POSITIONNEMENT DES SALINES LOKOUÉ ET ROMANI	35
FIGURE 10 - POSTE D'OBSERVATION : (A) MIRADOR DE ROMANI (B) VUE DE LA SALINE ROMANI DEPUIS LE MIRADOR	40
FIGURE 11 – EXEMPLES DE CARACTERISTIQUES PHYSIQUES PERMETTANT L'IDENTIFICATION INDIVIDUELLE	41

CHAPITRE 2 :

FIGURE 1 - NUMBER OF ADULT MALES, ADULT FEMALES AND IMMATURES IDENTIFIED DURING THE STUDY PERIODS	54
FIGURE 2 - NUMBER OF BREEDING GROUPS, NON-BREEDING GROUPS AND SOLITARY INDIVIDUALS IDENTIFIED DURING THE STUDY PERIODS	54
FIGURE 3 - BOX PLOTS OF BREEDING GROUP SIZES DURING THE STUDY PERIODS	56
FIGURE 4 - DYNAMICS OF THE UNITS DURING THE STUDY PERIOD (2001-2010)	57
FIGURE S1 – CUMULATIVE NUMBER OF GORILLA UNITS AGAINST THE NUMBER OF OBSERVATION DAYS WITH GORILLAS IN THE THREE STUDY PERIODS	68

CHAPITRE 3 - PARTIE I :

FIGURE 1 - THE SEVEN DIFFERENT STATES IN WHICH INDIVIDUAL COULD BE AND THE DIFFERENT POSSIBLE TRANSITIONS	80
FIGURE 2 - PROBABILITIES TO FORM NEW BREEDING GROUP (A) AND PROBABILITIES TO BECOME SOLITARY (B) FOR WESTERN LOWLAND GORILLA BLACKBACKS AND SILVERBACKS IN ROMANI AND LOKOUÉ, ACCORDING TO EBOLA PERIODS	84
FIGURE 3 - ADULT IMMIGRATION RATES FOR WESTERN LOWLAND GORILLA IN ROMANI AND LOKOUÉ ACCORDING TO SOCIAL STATUS AND EBOLA PERIODS	87
FIGURE S1 - ADULT SURVIVAL PROBABILITIES FOR WESTERN LOWLAND GORILLA IN ROMANI AND LOKOUÉ, ACCORDING TO SOCIAL STATUS AND EBOLA PERIODS	98

CHAPITRE 3 - PARTIE II :

FIGURE 1 – REPRESENTATION SCHEMATIQUE (A) ET MATRICIELLE (B) DU MODELE UTILISE	102
FIGURE 2 – DYNAMIQUE PROJETEE SUR 150 ANS DE LA POPULATION DE LOKOUÉ, A PARTIR DES EFFECTIFS OBSERVES AU COURS DE LA PREMIERE ANNEE DE SUIVI	105
FIGURE 3 – COMPARAISON DES EFFECTIFS TOTAUX SIMULES ET OBSERVES ENTRE 2001 ET 2010	106

FIGURE 4 – COMPARAISON DES EFFECTIFS SIMULES ET OBSERVES PAR CLASSE, ENTRE 2001 ET 2010	106
FIGURE 5 – DYNAMIQUE PROJETEE SUR 150 ANS DE LA POPULATION DE LOKOUE, A PARTIR DES EFFECTIFS OBSERVES AU COURS DES DEUX DERNIERES ANNEES DE SUIVI	107
FIGURE 6 – EFFET DE LA VARIATION DE L’IMMIGRATION SUR LA DYNAMIQUE PROJETEE DE LA POPULATION DE LOKOUE (A PARTIR DES EFFECTIFS OBSERVES AU COURS DES DEUX DERNIERES ANNEES DE SUIVI)	108
FIGURE 7 – EFFET D’UNE VARIATION DE LA SURVIE DES DIFFERENTES CLASSES D’AGE ET DE SEXE, SUR LA DYNAMIQUE PROJETEE DE LA POPULATION DE LOKOUE (A PARTIR DES EFFECTIFS OBSERVES AU COURS DES DEUX DERNIERES ANNEES DE SUIVI)	109
FIGURE 8 – REPRESENTATION MATRICIELLE DU MODELE INCLUANT LES PROPOSITIONS D’AMELIORATION	115
CHAPITRE 4 :	
FIGURE 1 – LOCALISATION DES POPULATIONS DE GORILLES DE PLAINE DE L’OUEST AFFECTEES OU POTENTIELLEMENT AFFECTE PAR LE VIRUS EBOLA, ET DE LA POPULATION ROMANI AU SEIN DU PNOK	120
FIGURE 2 – EFFECTIF CUMULE D’UNITES DIFFERENTES DE GORILLES OBSERVEES AU COURS DES DEUX PERIODES D’ETUDE	122
FIGURE 3 – EFFECTIF DE MALES ADULTES, DE FEMELLES ADULTES, ET D’IMMATURES IDENTIFIES DURANT LES PERIODES D’ETUDE	126
FIGURE 4 – EFFECTIF DE GROUPES REPRODUCTEURS, DE GROUPES NON REPRODUCTEURS, ET DE SOLITAIRES IDENTIFIES DURANT LES PERIODES D’ETUDE	127
FIGURE 5 – BOX PLOTS DES TAILLES DE GROUPES REPRODUCTEURS DES DIFFERENTES POPULATIONS ETUDIEES	129
FIGURE 6 – DYNAMIQUE OBSERVEE DES UNITES DE LA POPULATION DE ROMANI DURANT LA PERIODE D’ETUDE (2005-2010)	132
FIGURE 7 – LE DOS ARGENTE REMUS LE 26 FEVRIER 2005 (A) ET LE 13 JUILLET 2008 (B)	138
FIGURE 8 – JEUNE ENFANT ET « JUVENILE » DE 3 ANS D’UNE FEMELLE DE TRIO	145

Table des Tableaux

CHAPITRE 1 :

TABEAU I – EFFORT D’ECHANTILLONNAGE CONCERNANT LES POPULATIONS DE LOKOUE ET DE ROMANI	39
TABEAU II – CARACTERISTIQUES DES CLASSES D’AGE ET DE SEXE CHEZ LE GORILLE DE PLAINE	44

CHAPITRE 2 :

TABEAU I – OBSERVATION TIME AND PRESENCE OF GORILLAS ON THE LOKOUÉ CLEARING DURING EACH PERIOD OF THE STUDY	51
TABEAU II – COMPOSITION OF BREEDING AND NON-BREEDING GROUPS IN THE LOKOUÉ POPULATION BEFORE AND AFTER THE EBOLA OUTBREAK	57

CHAPITRE 3 - PARTIE I :

TABEAU I – OBSERVATION EFFORT OF WESTERN LOWLAND GORILLA IN LOKOUÉ AND ROMANI AND PERIOD USED IN SURVIVAL MODELS TO TEST IMMEDIATE, SHORT AND LONG-TERM EFFECTS OF EBOLA ON PARAMETERS IN LOKOUÉ	78
TABEAU II – MODELLING ADULT SOCIAL DYNAMICS IN LOKOUÉ	85

TABLE III - ESTIMATES OF SOCIAL TRANSITIONS IN LOKOUÉ AND ROMANI ACCORDING TO EBOLA PERIODS AND TYPE OF INDIVIDUALS	86
TABLE S1 - MODELING ADULT SURVIVAL PROBABILITIES Φ OF WESTERN LOWLAND GORILLA IN A) LOKOUÉ AND B) ROMANI	93
TABLE S2 - MODELING ADULT IMMIGRATION RATE (f) OF WESTERN LOWLAND GORILLA IN A) LOKOUÉ AND B) ROMANI USING PRADEL'S MODEL	96
CHAPITRE 3 - PARTIE II :	
TABEAU I — TAUX DE SURVIE UTILISÉS	103
TABEAU II — EFFECTIFS OBSERVÉS ET EFFORT D'ÉCHANTILLONNAGE PAR ANNÉE DE SUIVI	104
CHAPITRE 4 :	
TABEAU I — DURÉE D'OBSERVATION ET PRÉSENCE DES GORILLES SUR LES SALINES LOKOUÉ ET ROMANI, À CHAQUE PÉRIODE	121
TABEAU II — POURCENTAGE DES UNITÉS DE GORILLES NON IDENTIFIÉES PARMI LES UNITÉS OBSERVÉES SUR CHAQUE SALINE, SELON LES PÉRIODES D'ÉTUDE	123
TABEAU III — POURCENTAGES D'INDIVIDUS RÉPARTIS DANS CHAQUE TYPE D'UNITÉ SOCIALE À ROMANI ET À LOKOUÉ	128
TABEAU IV — COMPOSITION DES GROUPES REPRODUCTEURS ET NON-REPRODUCTEURS DES POPULATIONS DE ROMANI ET DE LOKOUÉ	130

Table des Annexes

ANNEXE A — SCRIPT DE PROGRAMMATION R PERMETTANT DE TESTER STATISTIQUEMENT L'EFFET DE LA PÉRIODE D'ÉTUDE SUR DIVERSES VARIABLES RÉPONSES CARACTÉRISANT LA POPULATION	i
ANNEXE B — SCRIPT DE PROGRAMMATION R PERMETTANT D'OBTENIR LES EFFECTIFS PROJÉTÉS DE LA POPULATION, PAR L'UTILISATION D'UNE MATRICE DE LESLIE	v
ANNEXE C — RÉSULTATS DES TESTS STATISTIQUES DE COMPARAISONS MULTIPLES ENTRE LES DIFFÉRENTES PÉRIODES D'ÉTUDE DES POPULATIONS DE ROMANI ET DE LOKOUÉ, CONCERNANT LA :	xi
A — PROPORTION D'IMMATURES PLUS FEMELLES ADULTES	xi
B — PROPORTION D'INDIVIDUS VIVANT EN GROUPE	xi
C — PROPORTION D'INDIVIDUS VIVANT EN GROUPE REPRODUCTEUR, EN GROUPE NON REPRODUCTEUR, OU SOLITAIRE	xii
D — TAILLE DES GROUPES REPRODUCTEURS	xiii
ANNEXE D — COMPOSITION DE LA POPULATION DE ROMANI À LA FIN DES PÉRIODES D'ÉTUDE	xv
ANNEXE E — DÉCOMPTÉ DES DIFFÉRENTS MOUVEMENTS MIGRATOIRES CONSTATÉS AU SEIN DE LA POPULATION DE ROMANI AU COURS DE LA PÉRIODE D'ÉTUDE (2005-2010)	xvii

INTRODUCTION GÉNÉRALE



INTRODUCTION GENERALE

I - UNE BIODIVERSITE ANIMALE MENACEE

Notre étude s'insère dans un contexte général de perte de biodiversité pour laquelle la destruction des habitats (Pimm et Raven, 2000), les invasions biologiques (Sax et Gaines, 2008 ; Roy, *et al.*, 2012), et les changements climatiques (Thomas, *et al.*, 2004a ; Thomas, *et al.*, 2004b) sont principalement mis en cause.

La population humaine ne cesse de croître exponentiellement ; son expansion et les besoins en ressources associés accélèrent **la réduction et la fragmentation des habitats naturels** de nombreuses espèces. À l'instar des primates (Chapman et Peres, 2001), l'utilisation des terres à des fins d'urbanisation, d'agriculture ou d'exploitation forestière conduisent de nombreuses populations animales sauvages à vivre sur des aires d'habitats favorables de plus en plus restreintes, fragmentées, et isolées les unes des autres (Bender, *et al.*, 1998 ; Watson, *et al.*, 2002 ; Fahrig, 2003). Cette situation, associée à des pollutions des milieux liées aux activités humaines, est considéré par l'IUCN comme une des principales menaces pesant sur les taxons animaux (IUCN, 2012a). Certains **aménagements** peuvent engendrer des effets négatifs indirects sur les populations, tels par exemple la création de points d'eau artificiels dans le Parc National de Kruger (Afrique du Sud) qui favorisa la prédation des hyppotragues (*Hippotragus equinus*) et engendra leur déclin (Harrington, *et al.*, 1999).

Alors que la chasse traditionnelle est considérée comme durable, **la sur-chasse à des fins commerciales**, généralement effectuée à l'aide d'armes à feu permettant une « chasse à haut rendement », est mise en cause dans le déclin de populations sauvages (Levi, *et al.*, 2009). Ainsi, le braconnage commercial est clairement invoqué dans la diminution de 60 % en 20 ans des populations de colobes noirs (*Colobus satanas satanas*) et de singe de Bioko Preussi (*Cercopithecus preussi insularis*) dans les îles Bioko (Guinée Équatoriale) (Schmulenson, *et al.*, 2008). Or, du fait de la fragmentation et des réseaux routiers nécessités par l'exploitation forestière, l'accès aux blocs forestiers par l'humain est facilité. Cet accès facilité entre alors en synergie avec le développement de la chasse, phénomène clairement mis en cause dans le déclin de populations de gibiers (Peres, 2001 ; Franzen, 2006).

Bien qu'encore rarement citées comme facteur contribuant à l'extinction ou à la mise en danger d'espèces (Smith, *et al.*, 2006), **les maladies infectieuses émergentes** sont aussi de plus en plus reconnues comme une menace majeure (McCallum et Dobson, 1995 ; Daszak, *et al.*, 2000 ; Dobson et Foufopoulos, 2001 ; Pedersen, *et al.*, 2007). En effet, les changements anthropogéniques d'utilisation des milieux engendrent aussi des contacts de plus en plus fréquents entre la faune sauvage, l'humain, et ses animaux domestiques. Cette proximité augmente le risque de transmission interspécifique de maladies. Elle est ainsi présumée favoriser, à l'avenir, l'apparition de maladies émergentes (Harvell, *et al.*, 1999 ; Daszak, *et al.*, 2000 ; Epstein, 2001 ; Harvell, *et al.*, 2002 ; Wobeser, 2002 ; Chapman, *et al.*, 2005 ; Kapil et Yearly, 2011) – définies comme nouvellement reconnues ou apparues dans la population, ou présentant une rapide augmentation de son incidence ou de sa répartition géographique (Lederberg, *et al.*, 1992 ; Binder, *et al.*, 1999) –. Le risque de transmission lié à cette proximité est notamment important pour les primates (Daszak, *et al.*, 2001 ; Dobson et Foufopoulos, 2001 ; Nunn et Altizer, 2006), dont la proximité phylogénétique avec l'humain résulte en un fort potentiel d'échange de pathogènes (Wolfe, *et al.*, 1998 ; Wallis et Lee, 1999 ; Tutin, 2000 ; Davies et Pedersen, 2008). S. Ryan *et al.* (2011) s'inquiètent ainsi de voir que les zones géographiques touchées par des épidémies humaines à filovirus recouvrent les aires de répartition des grands primates africains, déjà impactés par de nombreux pathogènes. En effet, il est maintenant montré que les maladies peuvent fortement frapper les populations en causant des déclinés temporaires ou permanents (Daszak, *et al.*, 2000 ; Chapman, *et al.*, 2005 ; De Castro et Bolker, 2005 ; Smith, *et al.*, 2009 ; pour une revue chez les primates : Nunn, *et al.*, 2006). Le plus vieil exemple est celui d'une population de singes hurleurs (*Alouatta palliata*) décimée par la fièvre jaune en Amérique Centrale (Galindo et Srihongse, 1967). D'autres exemples bien connus sont ceux de populations de gorilles et de chimpanzés affectées par le virus Ebola, avec un déclin des populations concernées pouvant atteindre 95 % en quelques mois (Huijbregts, *et al.*, 2003 ; Walsh, *et al.*, 2003 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006), ou de populations de lycaons (Ginsberg, *et al.*, 1995), de mammifères marins tels que les phoques ou les marsouins (Osterhaus, *et al.*, 1995), de renards (Timm, *et al.*, 2009), ou d'autres taxons encore (Baumgartner, *et al.*, 2003), affectées par la maladie de Carré (« Distemper virus » en anglais), ou bien de populations d'ongulés affectées par la peste bovine (« Rinderpest virus »), avec un taux de mortalité pouvant atteindre 80 % (Kock, *et al.*, 1999 ; Kock, *et al.*, 2006). Dans quelques cas, le déclin peut mener à l'extinction de population, comme ce fut le cas pour le furet à pieds noirs (*Mustela nigripes*) affectée par la maladie de Carré (Thorne et William, 1988), certains amphibiens infectés par *Batrachochytrium dendrobatidis* (Heard, *et al.*, 2011), ou à l'extinction même d'espèce (l'escargot *Partula turgida*, infecté par *Steinhausiosis*, Daszak et Cunningham, 1999). La maladie tumorale de la face affectant les

populations de Diablies de Tasmanie (DFTD « Devil Facial Tumour Disease ») pourrait aussi les conduire à l'extinction (Hawkins, *et al.*, 2006 ; McCallum, *et al.*, 2009).

II - A L'ECHELLE DES POPULATIONS, IMPACT SUR LA STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE ET RISQUES LIES A UN FAIBLE EFFECTIF

Certaines perturbations peuvent conduire à des **suppressions non aléatoires d'individus** dans les populations en raison de leurs modalités d'action et/ou des caractéristiques propres de l'espèce. Par exemple, les fièvres hémorragiques à virus Ebola, transmis par contact, affectent préférentiellement les individus vivant en groupe. Chez les gorilles, dont l'organisation sociale est caractérisée par des unités de type harem, les femelles et les jeunes sont donc particulièrement touchés, tandis que les mâles solitaires sont mieux préservés de la maladie (Caillaud, *et al.*, 2006). La chasse est aussi très souvent associée à des prélèvements sélectifs qui dépendent des classes d'âge et de sexe (recherche de trophées chez les mâles adultes par exemple) (Ginsberg et Milner-Gulland, 1994 ; Fischer et Linsenmair, 2002 ; Setsaas, *et al.*, 2007 ; Foley et Faust, 2010). Ceci peut modifier profondément la structure démographique des populations. Dans une revue, J. Milner *et al.* (2007) ont examiné les conséquences de la suppression d'une grande partie d'une classe d'âge ou de sexe d'une population. Cela biaise souvent le sex-ratio de la population en faveur des femelles et réduit l'âge moyen des mâles, ce qui peut par conséquent retarder les naissances, réduire leur synchronicité, retarder le développement de la masse corporelle, et modifier le sex-ratio de la progéniture. Ces auteurs ont aussi examiné les effets secondaires associés à l'élimination sélective de relativement peu d'individus caractéristiques, présentant par exemple de grands trophées. Une telle sélection peut déstabiliser les structures sociales et les relations de dominance, et peut entraîner une perte de connaissance sociale, des infanticides sexuellement sélectionnés, et des variations du sex-ratio de la progéniture. Une caractéristique commune de l'impact de ces suppressions sélectives d'individus est qu'ils finissent par limiter le recrutement (Milner, *et al.*, 2007). Ces effets peuvent donc constituer un impact négatif supplémentaire sur les taux de croissance démographique des populations.

L'importance du déclin peut aussi être un **facteur de risque** pour les populations affectées. En effet, les déclins peuvent être suffisamment importants pour constituer des effondrements démographiques et mener les populations affectées à de **petites tailles**. Or, leur petite taille rend les populations plus sensibles au risque d'extinction (Breininger, *et al.*, 1999). Ainsi, en interaction avec une petite taille de population, les maladies infectieuses peuvent contribuer à des extinctions locales

ou même globales (Creel, 1992 ; Smith, *et al.*, 2009), bien qu'à faible densité les individus soient moins exposés aux pathogènes (Lafferty et Gerber, 2002). Ceci vient du fait que la dynamique des populations résulte d'une combinaison de processus densité-dépendants et densité-indépendants, ces derniers se manifestant de façon plus visible à faible densité sous la forme de stochasticité démographique et environnementale, d'effet Allee, et de dépression de consanguinité (Chapman et Peres, 2001 ; Lafferty et Gerber, 2002 ; Bradshaw et Brook, 2005). L'ensemble de ces phénomènes peut se combiner en un cercle vicieux, un véritable syndrome nommé, à la suite de E. Gilpin et M. Soulé (1986) « Vortex d'extinction ».

La stochasticité démographique est définie par les réalisations aléatoires des probabilités individuelles de survie et de reproduction dans une population finie (Lande, 1993). Les événements d'individus indépendants tendant vers la moyenne dans de grandes populations, la stochasticité démographique est au contraire plus importante dans de petites populations, dans lesquelles le nombre de décès comme un déficit de naissance peuvent amener, par hasard, au bord de l'extinction (Lande, 1993). Elle est ainsi en cause dans le risque d'extinction d'une population de loups (Peterson, *et al.*, 1998), de la population corse de gypaète (Bretagnolle, *et al.*, 2004), et de lynx ibériques (Palomares, *et al.*, 2012). De plus, chez les espèces polygynes telles que le gorille, tous les individus matures ne contribuent pas à la reproduction, ce qui accentue encore la stochasticité démographique (Vucetich, *et al.*, 1997).

De moindre importance dans le risque d'extinction des petites populations (Lafferty et Gerber, 2002), la stochasticité environnementale résulte d'une série de perturbations petites ou modérées affectant de la même façon la survie et la reproduction de tous les individus d'une même classe (May, 1974). Les catastrophes sont les grandes perturbations environnementales produisant une réduction majeure et soudaine de la taille de population (Lande, 1993). L'impact de ces facteurs environnementaux sur la probabilité d'extinction d'une population dépend de la fréquence et de l'amplitude des changements (Lande, 1993 ; Saether, *et al.*, 1998 ; Gerber, *et al.*, 2004).

Via l'effondrement démographique qu'elles induisent, les maladies infectieuses peuvent aussi avoir des conséquences considérables sur les caractéristiques génétiques des populations infectées : perte de diversité génétique, augmentation de la consanguinité, fixation d'allèles délétères (Allendorf, 1986 ; O'Brien et Evermann, 1988). Souvent mis en cause comme facteur d'extinction de petites populations (Peterson, *et al.*, 1998 ; Bijlsma, *et al.*, 2000 ; Palomares, *et al.*, 2012), la consanguinité diminue la capacité de réaction des organismes face à la stochasticité environnementale.

Sous l'hypothèse classique de densité-dépendance, le taux de croissance d'une population augmente lorsque sa densité diminue, mais seulement jusqu'à un certain seuil de densité chez

certaines espèces généralement longévives et à reproduction sexuée (Bessa-Gomes, *et al.*, 2004). En deçà de cette valeur seuil, le taux de croissance s'inverse et devient négatif, conduisant alors à l'extinction de la population. C'est l'effet Allee (Allee, *et al.*, 1949 ; Courchamp, *et al.*, 1999). Il peut avoir pour origine la dépression de consanguinité, mais aussi la difficulté, à faible densité, de rencontrer un partenaire sexuel, ou encore, comme chez le lycaon (Courchamp et Macdonald, 2001) la réduction des comportements de coopération (mais voir Woodroffe, 2011). Les maladies infectieuses agissant sur le long terme peuvent affecter la dynamique de population de leur hôte (Mutze, *et al.*, 2002). Un fort effet Allee peut conduire à une dynamique complexe (oscillations entretenues, multiples états stables, effondrements catastrophiques d'équilibres endémiques) dans les modèles épidémiques simples (Hilker, *et al.*, 2009).

III - CAPACITES DE RECUPERATION DES POPULATIONS

Malgré une bibliographie riche constatant les déclin de populations, les études présentant la récupération des populations suite à de forts déclin, et les processus associés, sont très rares. Ces études nécessitent un suivi et une connaissance à long-terme des populations, avant, pendant, et après le déclin ; et les très faibles effectifs généralement observés après le déclin ne facilitent pas les recherches. Seulement quelques études ont suivi l'évolution de la taille de populations après leur déclin, plutôt dans un contexte de plans de gestion (Donazar et Fernandez, 1990 ; Delibes-Mateos, *et al.*, 2009), ou mettant en évidence des effets de densité-dépendance et de la qualité de l'habitat (Trillmich, 1993 ; Hadley, *et al.*, 2006 ; Delibes-Mateos, *et al.*, 2009). Face à des effondrements démographiques, la connaissance et la compréhension des réponses compensatoires des organismes peuvent permettre de mieux évaluer les capacités de leurs populations à récupérer leurs caractéristiques initiales (taille, structure, etc.).

Une forte réduction de population implique que celle-ci passe, si ce n'était déjà le cas, en-dessous de la capacité de charge de son environnement. Si elle en a les moyens, la population tendra alors à revenir vers cette capacité de charge.

La dynamique d'une population est gouvernée par la relation entre les taux de natalité et de mortalité, qui sont eux-mêmes influencés par des facteurs extrinsèques (*e.g.* mortalité densité-dépendante) et intrinsèques (*e.g.* sénescence ou modification de la fécondité avec l'âge) (Pistorius, *et al.*, 2001). À cela s'ajoute les flux migratoires. L'ensemble fournit autant de leviers pouvant influencer sur la dynamique d'une population, de façon à assurer des taux de reproduction, de survie, et d'immigration permettant une récupération rapide de sa taille et/ou de sa densité initiales.

III. 1) L'arrêt de la pression, tout simplement

La capacité d'une population à récupérer peut simplement tenir en la suppression de la pression qu'elle subit et qui a engendré son déclin. L'exemple le plus illustratif est l'arrêt de la pression de chasse. Ainsi, alors que la création de zones protégées et de sites de nourrissage n'avaient pas été suffisante, l'arrêt de la chasse et de la capture, puis celui de l'utilisation de strychnine (pesticide), a permis à la population nord-espagnole de vautours fauves de présenter un taux de croissance particulièrement élevé. La population passa de 282 couples (23 colonies) en 1975, à 1097 couples (46 colonies) 14 ans plus tard (Donazar et Fernandez, 1990). De même, l'arrêt de la chasse permit à la population de cerfs élaphe du nord de l'île de Rum (Ecosse) de doubler en 10 ans et d'atteindre la capacité de charge de son environnement (Coulson, *et al.*, 2004). Dans de bonnes conditions écologiques, les éléphants (Foley et Faust, 2010) et trois autres espèces d'ongulés (Steinmetz, *et al.*, 2010) ont aussi montré cette capacité de récupération. Cependant, chez certaines espèces, comme des oiseaux migrateurs et présentant de faibles taux de reproduction, la récupération pourrait être plus longue (Thiollay, 2005).

III. 2) Le rôle du recrutement

Deux mécanismes peuvent assurer le recrutement de nouveaux individus dans une population : l'immigration et la reproduction.

L'immigration est un paramètre pouvant être densité-dépendant et ainsi permettre un recrutement compensatoire. Ainsi, comme le montre M. Massot *et al.* (1992) dans une population expérimentale de lézards commun (*Lacerta vivipara*), lorsque la densité de la population diminue, la disponibilité en ressources augmente, ce qui permet l'augmentation de l'immigration de nouveaux individus dans la population et le retour rapide à la densité initiale. L'immigration est un facteur pouvant avoir un impact rapide et à court terme sur la récupération des effectifs d'une population. Cependant, elle est dépendante de la présence de populations sources et des capacités de dispersion de l'espèce.

Dans un contexte de métapopulation ou de source-puits (Howe, *et al.*, 1991), l'immigration peut permettre la persistance de certaines populations (*e.g.* *Bufo calamita*, Sinsch, 1992). Ainsi, une pression agissant de façon non-homogène sur une population peut permettre une récupération, en tous cas une capacité à tamponner l'impact négatif de la pression. Alors, l'existence de zones de non-chasse peut rendre une chasse durable. En effet, ces zones refuges peuvent permettre l'existence de

populations non-affectées et la mise en place d'une dynamique source-puit entre les zones non-chassées et chassées assurant la survie des populations chassées (Peres et Nascimento, 2006 ; Wiederholt, *et al.*, 2010). Cet effet est connu comme « l'effet de sauvetage » (« Rescue effect », Brown et Kodric-Brown, 1977).

La reproduction est un autre levier essentiel dont disposent les populations pour s'assurer une croissance positive. Les résultats de modélisations montrent que le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) serait capable de compenser une augmentation de 10 % de son taux de mortalité en augmentant son taux de fécondité au niveau des taux élevés déjà observés chez cette espèce (Bretagnolle, *et al.*, 2004). Ceci étant, les conditions du recrutement ont aussi leur importance. Par exemple, une reproduction annuelle tardive permet aux populations de lapins atteintes par la myxomatose et la maladie hémorragique du lapin de retrouver en partie leurs effectifs. Face à l'atteinte cyclique de ces deux maladies, c'est justement parce qu'une partie de la reproduction se fait tardivement que les derniers lapereaux nés peuvent bénéficier des anticorps de leur mère et, en survivant, assurer une augmentation de l'effectif de la population précédant une nouvelle épidémie (Mutze, *et al.*, 2002). Chez le putois à pieds noirs, ce sont les taux de survie et de reproduction au cours de la première année de vie qui sont les facteurs cruciaux pouvant assurer la récupération de ses populations à partir de quelques individus réintroduits (Grenier, *et al.*, 2007).

III. 3) Les réponses compensatoires des organismes

L'amélioration des traits d'histoire de vie peut constituer une réponse compensatoire des organismes face au déclin de leur population.

Le rôle de la densité des populations

Alors que les traits d'histoire de vie déterminent en grande partie la sensibilité des populations à un type donné de perturbation (Beissinger et Westphal, 1998 ; Pfister, 1998 ; Stahl et Oli, 2006), cela doit aussi s'insérer dans le cadre plus large de la densité-dépendance (Saether, *et al.*, 2005 ; Bonenfant, *et al.*, 2009). Lorsqu'une perturbation réduit la taille d'une population ou sa densité, les individus restants ne subissent plus les effets négatifs d'une densité élevée (compétition accrue, transmission de maladie facilitée,...), et peuvent mieux fonctionner que si aucune perturbation n'était arrivée, tamponnant ainsi les effets négatifs de la perturbation environnementale. Les modifications densité-dépendantes de traits d'histoire de vie constituent un mécanisme majeur pouvant permettre à des populations de compenser l'effet des perturbations subies (Burnham et Anderson, 1984 ; Sinclair et Pech, 1996 ; McCann, *et al.*, 2003 ; Benton et

Beckerman, 2005 ; McGowan, *et al.*, 2011). À l'inverse, l'absence de réaction compensatoire densité-dépendante peut avoir des conséquences dramatiques sur la taille de population. Citons en exemple les populations de Viréo de Bell (*Vireo belli pusillus*), qui peuvent présenter localement des déclinés rapides lorsque le vacher à tête brune (*Molothrus ater*) parasite leur couvée, réduisant ainsi la production de jeunes (Kus, 2002). Or, la réduction de densité n'induit pas une meilleure survie des adultes chez cette espèce à courte durée de vie et les populations ne peuvent ainsi compenser les pertes (Péron, *et al.*, 2012).

Une modification des paramètres de reproduction est souvent mise en évidence après une fluctuation marquée de la taille d'une population (Bowen, *et al.*, 1981), ceci notamment du fait de facteurs extrinsèques intervenant dans le cadre de la densité-dépendance (Pistorius, *et al.*, 2001). Ainsi par exemple, les modifications des paramètres démographiques de populations de grands mammifères ont été attribués aux effets des fluctuations environnementales (Gaillard, *et al.*, 1992 ; Lunn, *et al.*, 1994 ; Saether, 1997) ou de densité des populations (Bowen, *et al.*, 1981 ; York, 1983 ; Jorgenson, *et al.*, 1993). Par le biais d'une compétition réduite pour l'accès aux ressources alimentaires, une réduction de la densité des populations peut en influencer les paramètres démographiques (Begon, *et al.*, 1990). Ceci car la disponibilité en ressources alimentaires peut affecter la masse corporelle, qui est responsable d'une majeure partie de la variabilité de l'âge à la première reproduction chez les grands mammifères (*e.g.* Bengtson et Siniff, 1981 ; Saether et Heim, 1993). Ainsi, suite à une disponibilité en proies plus faible (Pistorius, *et al.*, 1999), la population d'éléphants de mer de l'île Marion déclina, jusqu'à ce que la disponibilité alimentaire alors accrue induise une accélération de la croissance des jeunes et un âge de reproduction avancé. Pour P. Pistorius *et al.* (2001), ces paramètres démographiques sont les premiers à répondre à un changement de disponibilité en ressources, et constituent donc des variables clés pour une meilleure fécondité et la récupération des populations faisant face à des changements de leur environnement (voir aussi Fowler, 1987 ; Owen-Smith, 1990). Un effet similaire de densité-dépendance a été observé chez les éléphants de mer du Nord (Hubert, *et al.*, 1991), les phoques (Bowen, *et al.*, 1981), les mouflons (Jorgenson, *et al.*, 1993), les chevreuils (Gaillard, *et al.*, 1992), et les cerfs élaphe (Saether, 1997). Les femelles de ces espèces donnèrent naissance plus précocement à faible qu'à haute densité.

Cependant, le rôle de la reproduction dans la régulation des populations a été sujet à controverse (voir Gaillard, *et al.*, 1998). Pour plusieurs auteurs, la régulation des populations de grands mammifères est plus influencée par la survie que par la reproduction (*e.g.* Eberhardt, 1985 ; Choquenot, 1991 ; Lima et Paez, 1997 ; Saether, 1997 ; Gaillard, *et al.*, 1998). P. Pistorius *et al.* (2001)

appuie alors sur le fait que, dans leur étude, la survie diminue (Pistorius, *et al.*, 1999) alors que le taux de reproduction augmente, et que ce résultat est en plus corrélé avec une diminution du déclin ; l'ensemble montrant donc l'importance du rôle que peut jouer la reproduction.

Ceci étant, les mécanismes de compensation et leur régulation par l'environnement sont complexes et généralement difficiles à détailler, car non-exclusifs et interactifs. Ainsi par exemple, l'âge à la maturité peut aussi avoir un impact important sur la contribution de la survie des juvéniles à la croissance asymptotique d'une population (Heppell, *et al.*, 2000b).

Et après une épidémie ?

Les réponses compensatoires sont difficiles à mettre en évidence et encore plus à quantifier. En effet, cela nécessite de disposer des caractéristiques de la population avant déclin, pour pouvoir les comparer avec celles post-déclin et, potentiellement, mettre en évidence des modifications bénéfiques à la récupération de la population.

Le caractère imprévisible des épidémies rend rare la possibilité de telles études. Néanmoins, différentes réponses démographiques à la réduction de la taille d'une population ont déjà pu être observées dans ce cadre-là. En l'absence de population source, le taux de recrutement chez une population de crapaud boréal (*Anaxyrus boreas*) affectée par *Batrachochytrium dendrobatidis* a été multiplié par deux grâce à la reproduction (Muths, *et al.*, 2011). Cette réponse démographique compensait en partie la diminution de 33 % des taux de survie provoquée par la maladie, et permettait ainsi la persistance de la population en ralentissant le déclin (Muths, *et al.*, 2011), tandis que de nombreuses populations d'amphibiens affectées montraient elles des déclin catastrophiques (Heard, *et al.*, 2011). Un autre exemple, bien étudié, est celui des Diablies de Tasmanie touchés par une maladie cancéreuse infectieuse provoquant la mort de la quasi-totalité des individus adultes affectés (Hawkins, *et al.*, 2006). Cette espèce a montré sa capacité à répondre à cette mortalité accrue par une multiplication par 16 de la proportion d'individus présentant une maturité sexuelle précoce. Il s'agirait du premier cas connu de maladie infectieuse conduisant à une reproduction plus précoce chez un mammifère (Jones, *et al.*, 2008b). De plus, le sex-ratio des individus produits par les femelles adultes malades était biaisé en faveur des femelles (Lachish, *et al.*, 2009), ce qui est théoriquement un avantage pour la récupération de la population, puisque favorisant son taux de reproduction (Caughley, 1977). Ces mécanismes compensatoires mis en évidence, et le fait que les Diablies de Tasmanie aient déjà su récupérer d'un fort déclin suite à une épidémie (d'origine inconnue) (Guiler, 1964, 1992 ; Bradshaw et Brook, 2005) indiquent que cette espèce a des capacités de récupération importantes.

Finalement, l'efficacité des réponses compensatoires des organismes dépendra des caractéristiques de l'espèce. Ainsi, le taux de croissance des populations de mammifères à maturité précoce et à forte fécondité (comme les rongeurs et les petits carnivores), qui ont également généralement des durées de vie courtes, est très sensible à une variation de l'âge à maturité et de la fécondité, et assez peu à une variation de la survie des adultes. Les mammifères à maturité tardive et à plus faible fécondité et meilleure survie des adultes (comme les ongulés, les mammifères marins, et les grands primates) présentent au contraire une faible sensibilité à une variation de la fécondité, et une plus forte sensibilité à une variation de la survie des adultes ou des juvéniles (Heppell, *et al.*, 2000b ; Oli et Dobson, 2003). Ces résultats ont une interprétation biologique intuitive, puisque la théorie des traits d'histoire de vie prédit que les populations qui ont un âge précoce à la maturité et des taux de reproduction élevés sont susceptibles d'avoir de faibles taux de survie du fait d'un compromis énergétique entre fonctionnement somatique et reproduction (Bell, 1980 ; Stearns, 1992). Suivant leurs traits d'histoire de vie, les mammifères pourraient ainsi être placés sur un « fast-slow » continuum (Gaillard, *et al.*, 1989 ; Read et Harvey, 1989 ; Promislow et Harvey, 1990 ; Franco et Silvertown, 1997 ; Heppell, *et al.*, 2000b). Le rapport entre fécondité et âge à la maturité (Oli et Dobson, 2003 ; Oli et Dobson, 2005) et le temps de génération (Gaillard, *et al.*, 2005) ont été proposés comme indicateurs permettant, pour chaque espèce ou population, de les positionner sur ce continuum.

L'efficacité des réponses compensatoires des organismes dépendra aussi bien sûr de l'influence que pourra avoir simultanément d'autres facteurs agissant sur la dynamique de la population. Ainsi, malgré un meilleur taux de reproduction interannuel post-épidémie, la population de lapins du Parc National de Doñana (Espagne) continuerait à décliner lentement à cause, notamment, de l'impact de la prédation (Moreno, *et al.*, 2007).

III. 4) Le rôle de la structure démographique

Les traits d'histoire de vie de différentes classes d'âge et de sexe peuvent montrer différentes réponses aux variations de densité, ce qui peut donc façonner la démographie d'une population (Massot, *et al.*, 1992). Dans le cas de populations réintroduites d'artiodactyles, leur taux d'accroissement augmentait avec le nombre d'animaux relâchés, jusqu'à une valeur seuil, à partir de laquelle une asymptote était atteinte. Les petites populations augmentaient plus rapidement si elles contenaient une plus grande proportion d'adultes. Par contre, leur taux d'accroissement était plus variable si elles avaient un sex-ratio en faveur des femelles, par rapport à un sex-ratio équilibré, et elles présentaient dans ce cas un taux de croissance moyen plus faible (Komers et Curman, 2000).

L'impact sélectif d'une perturbation sur une population peut donc avoir des conséquences sur les capacités de récupération de celle-ci.

III. 5) Le rôle de la structure sociale

La structure sociale de l'espèce considérée peut aussi être importante à prendre en compte dans les analyses de viabilité (Vucetich, *et al.*, 1997 ; Grimm, *et al.*, 2003), certaines caractéristiques sociales d'une espèce pouvant être un frein ou au contraire un atout dans la récupération de ses populations. Ainsi, par exemple, la structure sociale des loups, organisée en meutes ne contenant qu'un seul couple reproducteur chacune, limiterait par là-même le nombre d'unités reproductrices, rendant les populations plus sensibles à la stochasticité démographique et donc à l'extinction (Vucetich, *et al.*, 1997). Cette conclusion est nuancée par V. Grimm *et al.* (2003), qui proposent de prendre aussi en compte les effets bénéfiques des dominés sur la reproduction en générale, comme dans le cas des marmottes où la coopération favorise la survie du couple reproducteur (Grimm, *et al.*, 2003). De plus, la structure sociale et spatiale des populations de marmottes leur permettent de rapidement profiter des zones laissées vacantes (du fait de la mortalité hivernale) pour former de nouvelles unités reproductrices (Grimm, *et al.*, 2003).

Pour résumer, la mesure dans laquelle une population répondra à une perturbation environnementale dépendra de : (i) quel(s) paramètre(s) démographique(s) la perturbation affecte et dans quelle mesure ce(s) paramètre(s) est important dans la stratégie d'histoire de vie de l'espèce, (ii) la position annuelle de la population par rapport à la capacité de charge de son environnement, (iii) quel(s) paramètre(s) démographique(s) est densité-dépendant, et (iv) dans quelle mesure la population est isolée.

En dépit de ces prédictions claires et d'une abondante littérature théorique, de grandes incertitudes persistent sur le fonctionnement réel de la plupart des populations animales sauvages. L'analyse des séries chronologiques d'effectifs de populations reste le principal outil des biodémographes pour étudier la dynamique des populations (Stenseth, *et al.*, 1999 ; Creel et Creel, 2009). Les modèles entièrement mécaniques (*i.e.* décrivant, en fonction des conditions environnementales et de la densité, les processus démographiques de la fécondité, de la survie et des transitions entre les étapes) conçus, testés et calibrés à l'aide des données de terrain sont plus rares (Coulson, *et al.*, 2000 ; Oli et Armitage, 2004 ; Jenouvrier, *et al.*, 2009 ; Dans : Péron, *et al.*, 2012).

IV - PRESENTATION DE L'ETUDE

Contexte

Le virus Ebola illustre bien les préoccupations causées par les maladies infectieuses émergentes en tant que menace pour la biodiversité et la santé humaine. Depuis sa découverte en 1976, plus d'une vingtaine d'épidémies ont eu lieu en Afrique Centrale, par période entrecoupées de silences épidémiologiques. Les populations humaines (Groseth, *et al.*, 2007 ; Feldmann et Geisbert, 2011) et de grands primates (gorilles de plaine de l'Ouest, chimpanzés) (Huijbregts, *et al.*, 2003 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006) ont été particulièrement touchées dans les années 1990 et 2000, avec des taux de mortalités allant jusqu'à plus de 90 % (humain : Formenty, *et al.*, 2003 ; Groseth, *et al.*, 2007 ; gorilles: Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006). Les épidémies à virus Ebola constituent donc une menace très forte pour le gorille de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*, Savage et Wyman, 1847), par ailleurs menacé par la destruction de son habitat et la chasse (Walsh, *et al.*, 2008). Suite à ces déclin, nous nous intéressons aux capacités de récupération des populations de cette taxon en danger critique d'extinction (Walsh, *et al.*, 2008). Ceci d'autant plus que, comme la plupart des mammifères longévifs, les gorilles de plaine de l'Ouest ont une longue maturation avant l'âge de première reproduction (Watts, 1990 ; cette étude) et une faible fécondité avec un long cycle de reproduction (Robbins, *et al.*, 2004) ; ce qui ne le prédispose pas à une récupération rapide de ses effectifs. Par ailleurs, le gorille de plaine de l'Ouest a une structure sociale très marquée, organisée autour du groupe reproducteur uni-mâle, et les mâles comme les femelles dispersent de leur groupe natal à la recherche de partenaires sexuels. Autant de caractéristiques qui pourront entrer en jeu dans l'évaluation des capacités de récupération des populations de ce taxon.

L'observation sur clairières

Depuis les années 1990, nos connaissances sur le gorille de plaine de l'Ouest (*Gorilla g. gorilla*), progressent (Doran-Sheehy et Boesch, 2004 ; Doran-Sheehy, *et al.*, 2004 ; Robbins, *et al.*, 2004 ; Rogers, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006 ; Douadi, *et al.*, 2007 ; Breuer, *et al.*, 2009 ; Breuer, *et al.*, 2010). Leur étude, difficile en forêt dense (Tutin, *et al.*, 1992 ; Bermejo, 1997) a largement bénéficié de la découverte de clairières naturelles fréquentées par ces animaux (Magliocca, *et al.*, 1999 ; Magliocca, 2000 ; Parnell, 2002b, a). Les gorilles ne passent environ que 1 % de leur temps sur ces clairières, essentiellement en alimentation (Magliocca et Gautier-Hion, 2002 ; Parnell, 2002a ; Levréro, 2005). Elles ne sont donc pas propices à l'étude détaillée des relations intragroupes et des

activités journalières des gorilles. En revanche, elles permettent d'avoir une vue d'ensemble de la structure démographique et sociale d'une population, grâce à l'observation de nombreuses unités, y compris d'unités souvent cryptiques en forêt comme les animaux solitaires, ou rares comme les groupes non reproducteurs. En offrant un large échantillon de groupes et d'animaux de différentes classes d'âge, de sexe et de statut social, les clairières permettent d'aborder rapidement des éléments majeurs de la dynamique d'une population. C'est sur de telles clairières que nous avons conduit nos observations.

Objectifs

Nos observations portent sur les populations de gorilles de plaine de l'Ouest visiteuses de deux clairières, Lokoué et Romani, situées au sein du Parc National d'Odzala-Kokoua (PNOK, République du Congo). Alors qu'elle était suivie depuis 2001, la population de Lokoué a subi en 2004 une épidémie à virus Ebola engendrant 95 % de mortalité (Caillaud, *et al.*, 2006), tandis que la population de Romani, suivie depuis 2005, est *a priori* non affectée. À notre connaissance, aucune étude ne traite des effets d'une maladie infectieuse émergente sur la structure et la dynamique d'une population. L'impact prépondérant du virus sur les individus vivant en groupe (97 % de mortalité) par rapport aux solitaires (77 %) (Caillaud, *et al.*, 2006) nous laisse supposer une déstructuration de la population post-Ebola. Pour la première fois, grâce à un suivi de 10 ans recouvrant les périodes pré-, pendant, et post-épidémie, cette étude propose de préciser l'impact d'une épidémie à virus Ebola sur la structure et la dynamique d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest jusqu'à six années après l'épidémie (Chapitre 2). Les suivis à long-terme des populations de Lokoué et de Romani nous permettent en outre de proposer des estimations des paramètres démographiques et de dynamique sociale de population saine, et affectée : pendant, et post-Ebola. Les variations de ces paramètres mettront en lumière les mécanismes sous-jacents du début de récupération de la population de Lokoué (Chapitre 3 – Partie I). En utilisant les paramètres estimés, nous proposons une première dynamique projetée de la population de Lokoué, et discutons des facteurs à prendre en compte pour aboutir à une modélisation démographique vraisemblable (Chapitre 3 – Partie II). Les résultats obtenus au cours de ces premiers chapitres nous permettent de discuter les capacités de récupération d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest, suite à une épidémie à virus Ebola ayant engendré un effondrement démographique. Parallèlement et comparativement, le suivi de la population de Romani, depuis 2005, permet d'en assurer une veille épidémiologique et de poursuivre l'étude d'une population de gorilles non affectée. Le positionnement géographique et le statut non affecté de cette population nous permet d'apporter

une nouvelle pièce au puzzle visant à élucider la question de l'émergence et de la propagation du virus Ebola ([Chapitre 4](#)).

Organisation générale du manuscrit

Ce manuscrit est organisé en quatre chapitres. Les chapitres 2, 3, et 4 traitent des résultats obtenus (voir ci-dessus). Le chapitre 2 est un article publié, la partie I du chapitre 3 est un article soumis. Le chapitre 4 a été conçu pour donner lieu à de futures publications. Cette présentation implique que chaque chapitre présente ses propres introduction, méthodologie, discussion, et numérotation des tables et figures. Afin d'éviter les répétitions, le Chapitre 1 présente la méthodologie commune à toute l'étude, et la Conclusion générale n'aborde que les résultats principaux de notre travail. De plus, l'ensemble des références sont regroupées dans une liste bibliographique unique à la fin du manuscrit.

À l'heure où la publication scientifique bat son plein, et où l'accès à cette information est facilitée par l'électronique, les manuscrits de thèse, de surcroît en français, sont menacés de sous-exploitation par la communauté scientifique. J'ai donc souhaité ouvrir ce manuscrit aux potentiels lecteurs qui pourraient être ainsi listés : mes successeurs et le reste de l'« équipe gorilles » de l'UMR ECOBIO, les chercheurs spécialistes du sujet traité, les acteurs francophones de la gestion de milieux et de la conservation des espèces, et le grand public, amateur de telles histoires. L'objectif étant de rendre ce manuscrit cohérent, accessible, et informatif, quel que soit le degré de lecture. Le défi était alors de rester clair et concis. Afin d'allier ces deux objectifs, le lecteur trouvera des *encadrés* lui apportant précisions et informations intéressantes mais non indispensables à l'étude scientifique présentée. De la même façon, des *notes de bas de pages* viendront à l'occasion apporter des précisions et informations qui pourraient se révéler importantes pour la poursuite de l'étude.

CHAPITRE 1

-

Méthodologie générale

« On ne peut se passer d'une méthode pour se mettre en quête de la vérité des choses. »

René Descartes, Discours de la méthode

- CHAPITRE 1 -

MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

I - MODELE D'ETUDE

I. 1) Le gorille de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*)



Figure 1 – Groupe reproducteur de gorilles de plaine de l'Ouest

Taxonomie, répartition géographique et effectifs actuels de Gorilla

On désigne sous le nom de grands primates le groupe des primates de la famille des *Pongidae*, qui regroupe les genres *Pan* (chimpanzés), *Gorilla* (gorilles) et *Pongo* (orang-outans). Avec les *Hylobatidae* (gibbons et siamangs) et les *Hominidae* (homme), les grands singes forment la famille des *Hominidae*.

Les gorilles ont tout d'abord été décrits à partir de spécimens du Gabon (Savage et Wyman, 1847) sous le nom de *Troglodytes gorilla*, les classant ainsi parmi les chimpanzés. Puis ils furent reconsidérés comme un genre à part : *Gorilla* (Geoffroy St. Hilaire, 1852). L'histoire de la taxonomie des gorilles est ensuite une épopée dont C. Groves fit la revue (2003). Avec l'apport des outils moléculaires, les études morphologiques et génétiques (Ruvolo, *et al.*, 1994 ; Garner et Ryder, 1996 ; Stumpf, *et al.*, 1998) ont permis une nomenclature récente (Groves, 2001), suggérant que les

gorilles se répartissent en deux espèces et quatre sous-espèces. Cette nomenclature est celle actuellement suivie (Wilson et Reeder, 2005) : les gorilles de l'Est *Gorilla beringei* regroupant les gorilles de plaine de l'Est ou gorilles de Grauer (*G. b. graueri*) et les gorilles de montagne (*G. b. beringei*), et les gorilles de l'Ouest *Gorilla gorilla* regroupant les gorilles de la Cross River (*G. g. diehli*) et les gorilles de plaine de l'Ouest (*G. g. gorilla*). Notre étude porte sur le gorille de plaine de l'ouest.

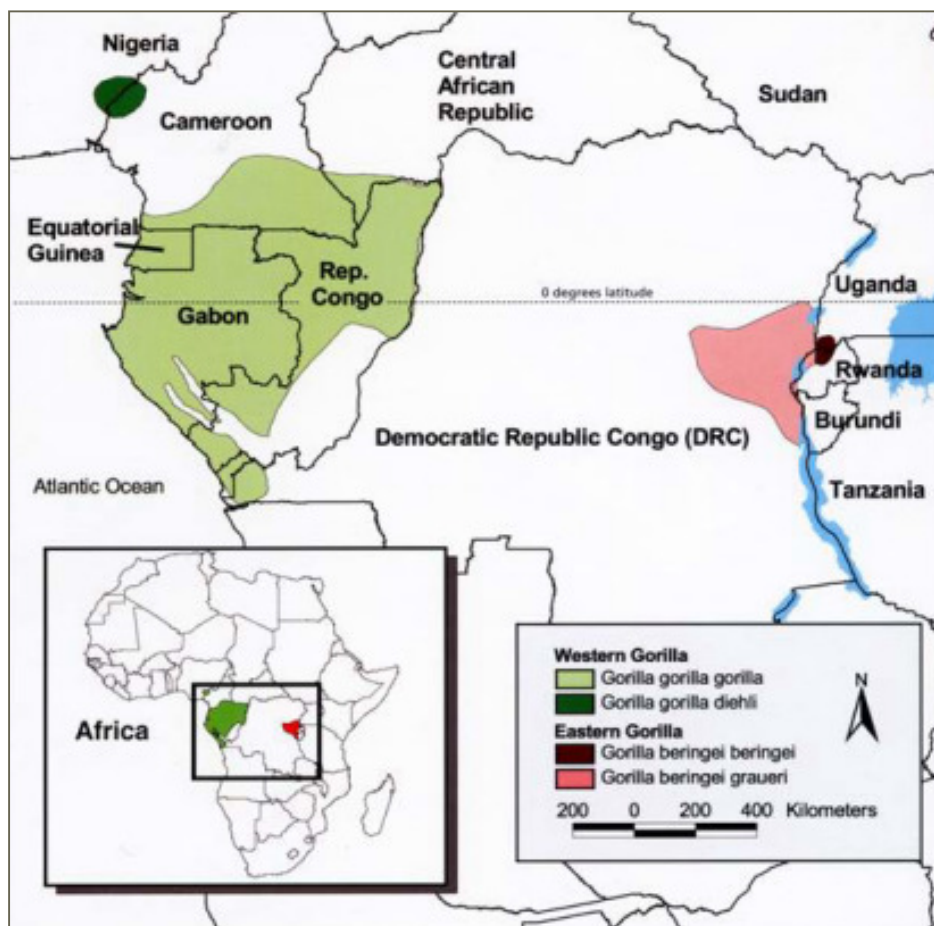


Figure 2 – Distribution géographique des quatre sous-espèces de gorilles (d'après Stewart, 2003)

La distribution des animaux à l'intérieur des aires colorées n'est pas continue.

Les deux espèces de gorilles sont séparées de près d'un millier de kilomètres (Figure 2).

Les gorilles de plaine de l'Est habitent à la fois les forêts tropicales de plaine et de montagne à l'est de la RDC, avec des effectifs qui seraient inférieurs à 3 000 individus (Yamagiwa, comm. pers. citée dans Parnell, 2002a). Les gorilles de montagne ne se trouvent que dans les forêts de montagne, jusqu'à 4 500 m d'altitude sur les pentes des monts Virunga et dans le Parc National de Bwindi en Ouganda. La population de cette dernière localité fait l'objet d'un débat taxonomique, cette sous-

population étant proposée comme une nouvelle sous-espèce (Sarmiento, *et al.*, 1996 ; mais voir Jensen-Seaman et Kidd, 2001 ; Groves, 2003). Les effectifs dans la zone des monts Virunga sont estimés entre 350 et 400 individus (Kalpers, *et al.*, 2003) et à environ 300 gorilles pour la forêt de Bwindi (McNeilage, *et al.*, 2001).

Les gorilles de la Cross River constituent probablement la population de gorilles de l'Ouest la plus menacée et compterait 250 à 300 individus répartis en 11 petits isolats à la frontière Nigeria-Cameroun (Oates, *et al.*, 2008).

Le gorille de plaine de l'Ouest est le taxon le plus répandu et celui dont l'aire de répartition est la plus vaste, s'étendant sur sept pays d'Afrique Centrale. Leur population totale est estimée à 180 000 individus (IRSNB, 2008). On le rencontre dans les forêts tropicales de plaine du sud du Cameroun et sud-ouest de la République Centrafricaine, du Gabon, de la Guinée Equatoriale, et de la République du Congo jusqu'au Cabinda (Angola) et à la pointe ouest de la République Démocratique du Congo (RDC) (région Mayombe) (Walsh, *et al.*, 2008). Sa distribution est limitée par l'océan Atlantique à l'ouest, au sud par la limite de la zone forestière juste au nord de l'embouchure du fleuve Congo, à l'est par les fleuves Congo et Oubangui, et au nord par la rivière Sanaga (à l'exception de la petite population relique de la forêt d'Ebo, au Cameroun, dont l'appartenance taxonomique n'est pas encore tout à fait claire, mais semble être *G. g. gorilla*, bien qu'elle se situe au nord de la Sanaga, (Morgan, *et al.*, 2003)). Bien qu'étant le plus répandu des gorilles, le gorille de plaine de l'Ouest n'en est pas moins menacé d'extinction. La pression combinée de la chasse illégale et du trafic commercial de viande de brousse, de l'exploitation forestière et de l'expansion de l'agriculture a conduit le gorille de plaine de l'Ouest à être classé « En danger » par l'UICN² en 1996 et en 2000. Récemment, l'impact des épidémies à virus Ebola a été tel que le taxon a été reclassé en 2007 « En danger critique d'extinction » (Hopkin, 2007 ; Walsh, *et al.*, 2008). Les tendances actuelles à la baisse se précisent de façon alarmante (Walsh, *et al.*, 2003 ; Rizkalla, *et al.*, 2007), malgré le fait que l'espèce soit protégée légalement dans chaque pays de l'aire de répartition, tant ces lois sont peu souvent appliquées. Les découvertes inattendues de densités élevées de gorilles dans le nord du Congo (Rainey, *et al.*, 2010 : 5,25 ind./km² ; WCS, 2008) ont été reçues comme de bonnes nouvelles mais n'ont pas suffi à modifier le statut de ce taxon.

En termes d'effectif total, la tendance est à la baisse pour les quatre sous-espèces sauf peut-être pour *G. b. beringei* (Oates, *et al.*, 2008 ; Robbins, *et al.*, 2008a ; Robbins, *et al.*, 2008b ; Walsh, *et al.*, 2008).

² Union Internationale pour la Conservation de la Nature

Habitats, densités, et régime alimentaire de Gorilla g. gorilla

Les gorilles de plaine de l'Ouest sont typiquement *forestiers*. Les plus fortes densités s'observent en forêts secondaires (var. 7,3 - 10,9 individus/km², Gabon : Tutin et Fernandez, 1984, République d'Afrique Centrale : Carroll, 1988). Dans les forêts clairsemées à Marantacées du Parc National d'Odzala-Kokoua (PNOK) au Congo, elles atteignent en moyenne 10,5 ind./km² (Bermejo, 1995). En forêt primaire, où la végétation arborée offre une canopée fermée et dont le sous-bois est clairsemé, les densités de gorilles sont plus faibles (var. 0,86–1,6 ind./km², Guinée : Jones et Sabater, 1971 ; Congo : Fay, *et al.*, 1989 ; Bermejo, 1995), ainsi qu'en forêt marécageuse, périodiquement inondable (var. 0,03-5,25 ind/km², Congo : Fay, *et al.*, 1989 ; Blake, *et al.*, 1995 ; Nishihara, 1995 ; Rainey, *et al.*, 2010), ou exploitée (0,2-0,35 ind/km², Tutin et Fernandez, 1984). Enfin, l'habitat de certaines populations comporte des clairières plus ou moins hydromorphes et recouvertes d'une végétation herbacée riche en sel minéraux (Magliocca, *et al.*, 1999 ; Parnell, 2002a ; Gatti, *et al.*, 2004). Ces clairières sont visitées par les gorilles.

Les gorilles sont essentiellement *folivores* et *frugivores* ; ils peuvent aussi consommer quelques insectes tels que des fourmis et des termites (Figure 3). Le régime des gorilles de plaine de l'Ouest comporte environ 200 types d'aliments différents de 130 espèces végétales dont 70 % de fruits (Williamson, *et al.*, 1990 ; Remis, *et al.*, 2001). Malgré des différences dans l'abondance des ressources, les régimes des gorilles de plaine de l'Ouest restent similaires entre différents sites d'études (Doran et Greer, 2002). La quantité et la diversité des fruits et des feuilles consommés varient en réponse à la disponibilité de ces ressources suivant la saison (Nishihara, 1995 ; Remis, 1997 ; Tutin, *et al.*, 1997 ; Goldsmith, 1999). Quand la production de fruits diminue, les gorilles incorporent une plus grande proportion de feuilles (notamment des Marantacées), ou d'écorce dans leur régime (Tutin et Fernandez, 1993 ; Kuroda, *et al.*, 1996 ; Remis, *et al.*, 2001). Le degré de frugivorie des gorilles de Lokoué est inférieur à celui d'autres populations étudiées de gorilles de plaine de l'Ouest (86 % (Devos, *et al.*, 2008a) *versus* 98-99 % (Lopé : Rogers, *et al.*, 1990 ; Williamson, *et al.*, 1990 ; Mondika : Doran et Greer, 2002 ; Bai Hokou : Remis, 1997)).



Figure 3 – Un dos argenté (Robin) probablement en train de manger des termites

Organisation sociale, dynamique, et reproduction de Gorilla g. gorilla

Une population de gorilles de plaine de l'Ouest comporte trois types d'unités sociales différents (Figure 4). Elle s'articule autour du groupe familial de type uni-mâle : les *groupes reproducteurs* (GR). Ils sont composés d'un mâle adulte, de femelles adultes et de leur descendance immature. Le *groupe non reproducteur* (GNR) ne comporte pas de femelles adultes. Il est essentiellement composé de mâles immatures, bien qu'ils puissent aussi accueillir des femelles immatures et parfois un mâle adulte. Les *solitaires* (S) sont essentiellement des mâles adultes et parfois des dos noirs (mâles adolescents) (Magliocca, *et al.*, 1999 ; Gatti, *et al.*, 2004).

Le temps de génération du gorille de plaine de l'Ouest est estimé à 22 ans (D. Caillaud, dans Walsh, *et al.*, 2008). Les mâles peuvent terminer leur maturation sexuelle en tant que solitaire ou, plus fréquemment, au sein d'un GNR (Gatti, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006 ; Figure 4). À la fin de leur maturation (8 ans pour les femelles, 14 ans pour les mâles, (Breuer, *et al.*, 2009)), les deux sexes auront dispersé de leur groupe natal en quête de partenaires sexuels (Figure 4). Les mâles adultes doivent acquérir une ou plusieurs femelles adultes pour former un GR ; tandis que les femelles adultes peuvent rejoindre un mâle solitaire ou un GR déjà formé. Celles-ci pourront par la suite choisir de quitter leur GR pour transférer auprès d'un autre mâle adulte (dispersion de reproduction) (Tutin, 1996 ; Yamagiwa et Kahekwa, 2001 ; Parnell, 2002a ; Stokes, *et al.*, 2003 ; Yamagiwa, *et al.*, 2003 ; Gatti, 2005 ; Caillaud, *et al.*, 2008 ; Figure 4). La gestation dure 250-270 jours. Les femelles mettent au monde un seul gorillon à la fois. Elles le portent, l'allaitent, et l'élève pendant 3 à 4 ans (Stewart, 1988 ; Breuer, *et al.*, 2009 ; cette étude : Chapitre 4). La fréquence des tétées baissant, elles peuvent alors reprendre leur cycle reproductif (Stewart, 1988).

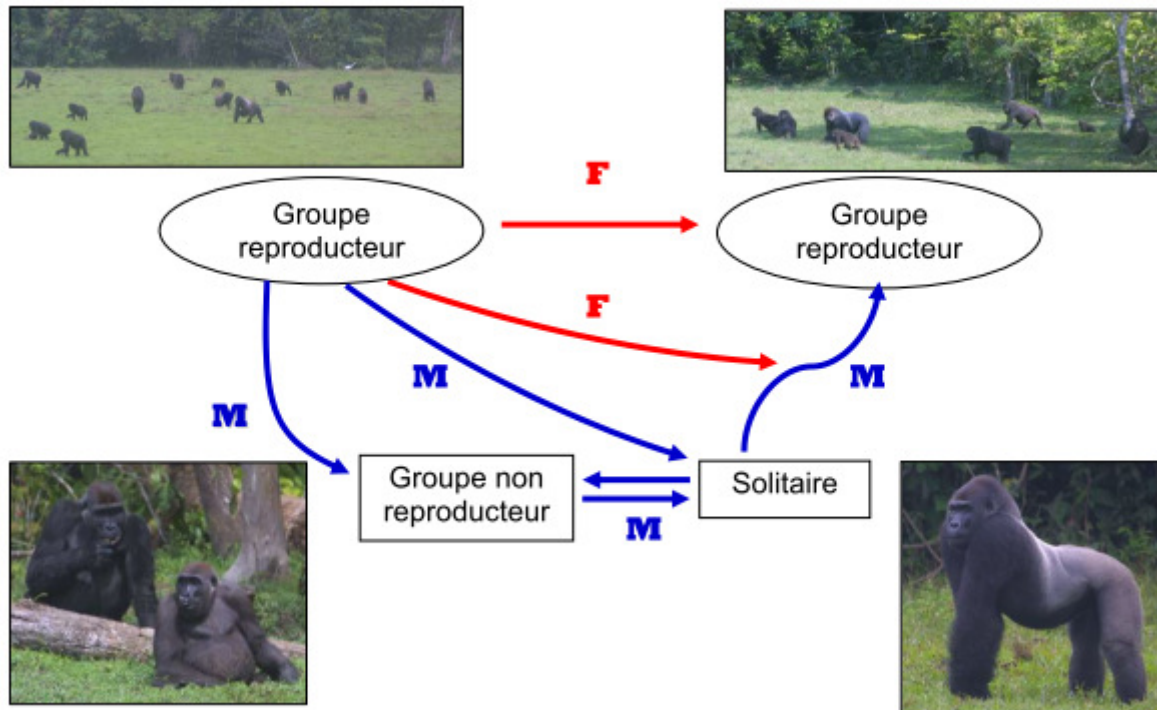


Figure 4 – Transferts observables, des males (M) et des femelles (F) adultes ou en fin de maturation, entre les différents types d'unité sociale (d'après Douadi, 2007)

Exploitation spatiale par Gorilla g. gorilla

Par rapport aux gorilles des montagnes, la longueur élevée des distances journalières parcourues par les gorilles de plaine de l'Ouest (en moyenne de 1 102 m à 2 600 m ; Jones et Sabater, 1971 ; Tutin, 1996 ; Bermejo, 1997 ; Remis, 1997 ; Goldsmith, 1999 ; Doran et Greer, 2002 ; Bermejo, 2004 ; Cipolletta, 2004 ; Devos, *et al.*, 2008a) reflète le coût élevé d'un régime frugivore (Tutin, 1996 ; Remis, 1997 ; Goldsmith, 1999 ; Doran et Greer, 2002 ; Cipolletta, 2004). Avant Ebola, les gorilles de Lokoué parcouraient une distance moyenne de 1 532 m (Devos, 2008). Une distance plus longue peut être parcourue pour visiter des sites particuliers pour leurs qualités nutritives propres (Doran et Greer, 2002 ; Cipolletta, 2004 ; Doran-Sheehy, *et al.*, 2004). Cela n'a pas été mis en évidence pour la population de Lokoué, bien que la possibilité d'« excursions exceptionnelles » (2 000 à 3 000 m, en route fixe) ait été suggérée (Devos, 2008).

La taille totale du domaine vital d'une unité de gorilles de plaine de l'Ouest est comprise entre 7 et 23 km² (Lopé : Tutin, 1996 ; Mondika : Doran-Sheehy, *et al.*, 2004 ; Bai Hokou : Cipolletta, 2004 ; Lossi : Bermejo, 2004). Elle se stabilise en moins d'un an à trois ans (Bermejo, 2004 ; Cipolletta, 2004 ; Doran-Sheehy, *et al.*, 2004), et est mensuellement exploitée en grande partie (Cipolletta, 2004 ; Doran-Sheehy, *et al.*, 2004). Ce patron d'utilisation de l'espace est caractéristique des frugivores qui profitent ainsi d'une grande familiarité avec la zone exploitée, de l'utilisation de routes relativement fixes, et de la possibilité de contrôler régulièrement l'état phénologique des

ressources clés (Oates, 1987). La modification du domaine vital d'une même unité de gorilles de plaine de l'Ouest est donc difficilement envisageable. Seule Cipolletta (2004) décrit une extension de domaine vital permettant d'inclure un complexe de clairières, mais le groupe observé de gorilles était en cours d'habitation, ce qui avait joué un rôle dans cette expansion (clairières situées à moins de 200 m du camp). À l'inverse d'autres populations (Kuroda, *et al.*, 1996 ; Tutin, 1996), les unités de certaines populations ne partagent pas leur domaine vital (Bermejo, 2004 ; Cipolletta, 2004 ; Lokoué : Devos, 2008). Des chevauchements périphériques restent néanmoins possibles (Tutin, 1996 ; Bermejo, 2004).

La dispersion en quête de partenaires sexuels peut quant à elle engendrer des déplacements plus importants, afin d'échapper à l'action de la consanguinité (Gandon et Rousset, 1999 ; Ronce, *et al.*, 2001). De plus, dans le système de reproduction polygyne impliquant la défense des femelles par le mâle, les femelles constituent une ressource limitée pour les mâles. Ils sont donc en compétition intra sexuelle pour l'accès à la reproduction, ce qui biaise la distance de dispersion en leur faveur (Dobson, 1982). Chez le gorille de plaine de l'Ouest, les femelles transfèrent entre groupes reproducteurs contigus. Les rencontres intergroupes favorisent ces transferts (Stokes, *et al.*, 2003). En plus des rencontres faites au niveau des chevauchements de domaines vitaux, un groupe peut aller jusqu'à modifier son domaine vital pour acquérir une femelle adulte (Cipolletta, 2004). Dans cette dernière étude, le groupe avait décalé son domaine vital de 4 km², sur un rayon d'environ 1 500 m. Avant d'obtenir le statut de reproducteur, les mâles quant à eux passent par une longue phase solitaire et/ou par un/des groupes non-reproducteurs. Comme proposé par F. Levréro (2005), et sur la base d'une analyse génétique comparative, M. Douadi *et al.* (2007) concluent que, à Lokoué, au moins certains mâles parcourent de très longues distances durant leur phase de maturation et de recherche de partenaire sexuelle. Ainsi, par traçage des lignées femelles et mâles avec des marqueurs génétiques mitochondriaux et du chromosome Y, les auteurs trouvent que les gorilles mâles de la zone de 6 000 km² échantillonnée forment une seule population, alors que les femelles sont limitées à chaque site échantillonné et ne se déplaçaient donc pas librement au sein de cette zone d'étude.

Encadré 1 – Classification et caractéristiques du virus Ebola

Avec les virus du genre Marburg, les virus du genre Ebola constitue la famille *Filoviridae*.

Les filovirus sont enveloppés, non-segmentés et à ARN négatif (ordre des Mononegavirales). Leur morphologie varie, mais les particules sont toujours filamenteuse (Figure 5), ce qui donne son nom à cette famille de virus (Kiley, *et al.*, 1982). Les particules du virus Ebola ont un diamètre uniforme de 80 nm, mais leur longueur peut varier jusqu'à 14 000 nm (Sanchez, *et al.*, 2006).

Encadré 2 - Manifestation clinique du virus Ebola

Chez l'homme, la période d'incubation varie de trois jours à trois semaines. Les premiers symptômes sont non spécifiques : fièvre, frissons, maux de tête, myalgie. Les symptômes suivants indiquent une défaillance générale (systémique, gastro-intestinale, respiratoire, vasculaire, et neurologique). Dans les formes mortelles, les défaillances organiques se manifestent plus rapidement et la mort survient six à seize jours après la déclaration de la maladie. Les hémorragies peuvent être sévères, mais concernent moins de la moitié des cas (Bwaka, *et al.*, 1999 ; Feldmann et Geisbert, 2011).

Encadré 3 - En bref : quid d'une vaccination ?

Du fait des forts taux de mortalité engendrés, de la transmission interindividuelle, et d'un risque d'utilisation comme agent de bioterrorisme (Groseth, *et al.*, 2005 ; Borio, *et al.*, 2009), le développement d'un vaccin contre le virus Ebola est devenu une priorité. Aucun vaccin ou traitement n'est encore actuellement disponible, mais des pistes sont clairement identifiées. Au sein de l'ordre des Mononegavirales, la forte sécrétion de glycoprotéines solubles (produit du gène GP) par les cellules infectées distingue le virus Ebola. Ces glycoprotéines jouent un rôle important dans la cytotoxicité de ce virus, et les recherches visant la mise au point d'un vaccin s'y intéressent donc fortement (Feldmann, *et al.*, 2001 ; Qiu, *et al.*, 2012). H. Fausther-Bovendo (2012) passe en revue les vaccins candidats et propose quelques points de réflexion quant aux conditions de leur application future envers des populations humaines ou de grands singes. En 2011, SJ. Ryan discutait déjà l'idée d'une vaccination envers les grands singes. La voie orale est la seule voie d'administration non-invasive et pouvant toucher une large population. Une vaccination par voie orale a déjà réussi à éradiquer la rage chez les renards d'Europe (Brochier, *et al.*, 1991). Cependant, en plus de questions purement logistiques, des questions techniques et éthiques restent posées : stabilité de la formulation d'un vaccin en milieu tropical ? impact sur la faune non-cible ? balance coûts-bénéfices ?...

I. 2) Le virus Ebola



Figure 5 – Première photo du virus Ebola prise au Microscope Électronique à Transmission

(Auteur, date inconnus)

Plusieurs revues sont disponibles sur l'écologie du virus Ebola. Les dernières sont proposées par X. Pourrut (2005), A. Groseth (2007), et H. Feldmann (2011). Après 15 années de silence, le virus Ebola (Encadré 1) est revenu sur le devant de la scène à plusieurs reprises au cours des années 1990 et 2000. Cette émergence, le taux de mortalité élevé engendré, et le mystère régnant encore sur son cycle naturel, font de ce virus un exemple de « virus émergent » (Le Guenno et Galabru, 1997).

Épidémiologie et taxonomie

Le virus Ebola doit son nom à une rivière proche de la ville de Yambuku (Rép. Démocratique du Congo, anciennement Zaïre). Chaque espèce du virus fut nommée en fonction du lieu des épidémies provoquées. Les premières épidémies à virus Ebola ont eu lieu en 1976 au Soudan, puis au Zaïre (Bowen, *et al.*, 1977 ; Johnson, *et al.*, 1977 ; WHO, 1978a, b). De ces premières épidémies, quelques années plus tard les techniques moléculaires ont permis de différencier deux espèces : Zaïre et Soudan (Cox, *et al.*, 1983). Plus tard, une troisième espèce a été découverte lors d'une épidémie en : Côte d'Ivoire (Le Guenno, *et al.*, 1995). La quatrième espèce africaine a récemment été identifiée en Ouganda : Bundibugyo (Towner, *et al.*, 2008) (Figure 6). Tout d'abord détectée chez des singes *Cynomolgus* (*Macaca fascicularis*) en provenance des Philippines (Jahrling, *et al.*, 1990), une espèce supplémentaire a effectivement été identifiée aux Philippines : Reston (Miranda, *et al.*, 1999).

Toutes les espèces du virus Ebola ont affecté non seulement les primates non-humains (Formenty, *et al.*, 1999 ; Huijbregts, *et al.*, 2003 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006) mais aussi les hommes (Groseth, *et al.*, 2007 ; Figure 6 ; Encadré 2), sauf le virus Reston (Miranda et Miranda, 2011). Chez l'homme, et vraisemblablement chez les grands primates, la virulence du virus Ebola est variable. Une forte réponse immunitaire permettrait de ne pas développer de symptômes (Leroy, *et al.*, 2000), et il existerait des souches non létales (Leroy, *et al.*,

Outbreaks

- Zaire ebolavirus (ZEBOV)
- Sudan ebolavirus (SEBOV)
- Ivory Coast ebolavirus (ICEBOV)
- Lake Victoria marburgvirus (MARV)
- Bundibugyo ebolavirus (BEBOV)

(d'après Groseth, *et al.*, 2007 ; Towner, *et al.*, 2008 (BEBOV) ; Leroy, *et al.*, 2009 (ZEBOV en 2007))

Depuis que le virus Ebola a été identifié, il y a plus de 30 ans, d'énormes progrès ont été faits dans la compréhension de sa biologie moléculaire et de sa pathogénicité (Groseth, *et al.*, 2007). Cependant, les moyens par lesquels ce virus se maintient et se propage dans la nature restent peu compris. L'espèce Zaïre, responsable de la plupart des épidémies recensées et engendrant le plus fort taux de mortalité (60-90 %) (Groseth, *et al.*, 2007 ; Feldmann et Geisbert, 2011), a été particulièrement étudiée. Deux hypothèses sur l'émergence du virus ont été développées : la première propose une persistance locale du virus dans une espèce réservoir à partir de laquelle, les espèces sensibles se contaminent (« spill-over » ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Leroy, *et al.*, 2004b ; Wittmann, *et al.*, 2007 ; Grard, *et al.*, 2011) ; la deuxième propose une introduction plus récente du virus et une diffusion multidirectionnelle par le biais des populations sensibles (« wave-like spread » ; Walsh, *et al.*, 2005 ; Biek, *et al.*, 2006 ; Walsh, *et al.*, 2007).

D'après l'exposition plus importante au virus des populations humaines en contact avec ce milieu (Johnson, *et al.*, 1993 ; Busico, *et al.*, 1999 ; Gonzalez, *et al.*, 2000 ; Gonzalez, *et al.*, 2005 ; Nkoghe, *et al.*, 2011), le(s) espèce(s) réservoirs potentielles seraient vraisemblablement forestières. Déjà soupçonnées en 1996 (Swanepoel, *et al.*, 1996), les chauves-souris semblent être la piste la plus sérieuse de réservoir naturel (Leroy, *et al.*, 2005 ; Pourrut, *et al.*, 2007), bien que potentiellement non exclusive (Morvan, *et al.*, 1999 ; Leroy, *et al.*, 2004b ; Allela, *et al.*, 2005). Une enquête auprès des villageois de Luebo, derniers touchés par une épidémie, corrobore la possibilité d'une transmission directe entre des chauves-souris frugivores et une espèce sensible telle que l'humain (Leroy, *et al.*, 2009). Des transmissions indirectes pourraient aussi avoir lieu, les fruits jouant le rôle d'intermédiaire (Nkoghe, *et al.*, 2011). Les gorilles de plaine de l'Ouest pourraient ainsi se contaminer sur des sites de fructification partagés avec les chauves-souris incriminées (Formenty, *et al.*, 1999 ; Leroy, *et al.*, 2005). La transmission se fait par contact avec des sécrétions corporelles (Formenty, *et al.*, 2006 ; Bausch, *et al.*, 2007) ou des carcasses contaminées, notamment gorilles et chimpanzés (Formenty, *et al.*, 2003 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Leroy, *et al.*, 2005 ; Rouquet, *et al.*, 2005). C'est pourquoi la transmission au sein des groupes sociaux pourrait être très rapide et explique l'impact prédominant de l'épidémie sur les individus vivant dans ces groupes (Caillaud, *et al.*, 2006). Une transmission inter-unités serait aussi possible lors de rencontres sur des sites d'intérêts comme les arbres fruitiers ou les clairières (Caillaud, *et al.*, 2006 ; Walsh, *et al.*, 2007), ou lors de la découverte d'une carcasse (Walsh, *et al.*, 2007), les carcasses contaminées pouvant rester infectieuses jusqu'à trois à quatre jours après le décès (Leroy, *et al.*, 2005). La contamination entre gorilles et chimpanzés est aussi envisagée (Walsh, *et al.*, 2007). (Figure 7)

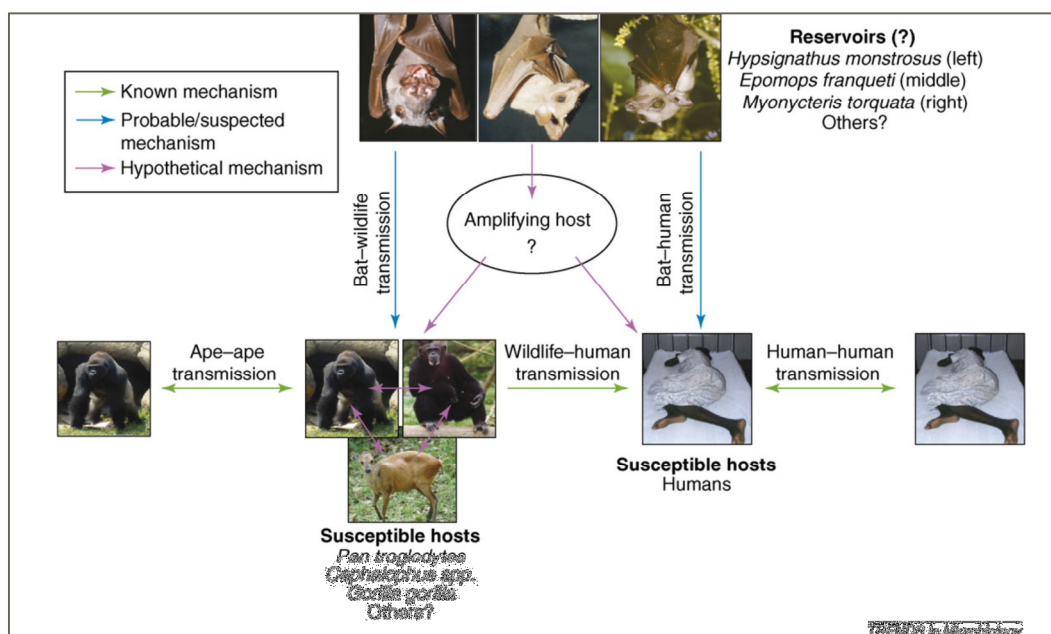


Figure 7 – Mécanismes de transmission du virus Ebola (Groseth, *et al.*, 2007)

Encadré 4 - Le PNOK : historique d'une aire protégée

Le Parc National d'Odzala (PNO) fut créé en tant que Réserve Naturelle Intégrale¹ le 13 avril 1935 (1 266 km²) ; il acquiert le statut de Parc National² en 1940. Il fut agrandi une première fois en 1955 (2 848 km²) par adjonction de la Réserve de Faune de la Lékoli-Pandaka et du Domaine de Chasse de Mboko. En 1977, il est devenu Réserve de la Biosphère, dans le cadre du Programme MAB³ de l'UNESCO. Suite aux investigations du programme ECOFAC⁴, sur proposition de la Direction du Parc, et en consultation avec les communautés locales, le PNO devient le Parc National d'Odzala-Kokoua (13 546 km²) en mai 2010.

Depuis 2005, le PNOK fait partie du complexe transfrontalier TRInational Dja-Odzala-Minkebe (TRIDOM : République du Congo, Gabon, Cameroun). TRIDOM comprend sept aires protégées représentant 24 % d'une superficie totale de 141.000 km² abritant le plus grand bloc forestier du bassin du Congo.

Pour aller plus loin :

¹Catégorie I de gestion des aires protégées, IUCN (International Union for Conservation of Nature) : « *Espace terrestre et/ou marin comportant des écosystèmes, des caractéristiques géologiques ou physiologiques et/ou des espèces remarquables ou représentatifs, géré principalement à des fins de recherche scientifique et/ou de surveillance continue de l'environnement.* »

²Catégorie II de gestion des aires protégées, IUCN : « *Zone naturelle, terrestre et/ou marine, désignée (a) pour protéger l'intégrité écologique dans un ou plusieurs écosystèmes dans l'intérêt des générations actuelles et futures, (b) pour exclure toute exploitation ou occupation incompatible avec les objectifs de la désignation et (c) pour offrir des possibilités de visite, à des fins spirituelles, scientifiques, éducatives, récréatives et touristiques, dans le respect du milieu naturel et de la culture des communautés locales.* »

³Lancé au début des années 1970, le Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB) est un programme scientifique intergouvernemental visant à établir une base scientifique pour améliorer les relations homme-nature au niveau mondial. UNESCO : United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization.

⁴Programme régional de conservation et de valorisation des Ecosystèmes Forestiers d'Afrique Centrale (ECOFAC) lancé en 1992 par l'Union Européenne.

II - SITES D'ETUDE ET POPULATIONS ETUDIEES

II. 1) Le Parc National d'Odzala-Kokoua, République du Congo

Le Parc National d'Odzala-Kokoua (PNOK, Encadré 4) a une superficie de 13 546 km². Il est situé à cheval sur les départements de la Cuvette-Ouest et de la Sangha, au nord-ouest de la République du Congo (Figure 8).



Figure 8 – Situation du Parc National d'Odzala-Kokoua

Milieu abiotique (Hecketsweiler, et al., 1991 ; Maisels, 1996)

Le PNOK forme un plateau d'altitude moyenne, de 400 à 600 m, le Nord-Ouest représentant sa partie la plus élevée. Il est parcouru par un réseau hydrographique assez dense, entièrement inclus dans le bassin versant de la Mambili (de 92 m³/s à 349 m³/s), elle-même affluent du fleuve Congo. Les plaines alluviales de la Mambili et de ses affluents pénètrent vers le Nord et l'Ouest du parc et interrompent le relief. Le Sud du PNOK présente un relief plus doux et correspond à la transition entre massif forestier et savanes.

Le PNOK est situé sous un climat équatorial, caractérisé par une hygrométrie supérieure à 80 %, une température annuelle moyenne de 25°C (amplitude de 2.5°C) et une pluviométrie annuelle moyenne de 1 500 mm, marquée par un régime des pluies bimodal : la « grande saison des pluies »

couvre les mois de septembre à novembre, interrompue de décembre à février par la « petite saison sèche ». Les pluies reprennent de mars à mai (« petite saison des pluies ») et s'arrêtent de juin à août (« grande saison sèche »). Cette période est marquée par un faible ensoleillement dû à un couvert nuageux presque permanent. Nous notons qu'au cours des années 2007 à 2010, cette succession des saisons fut beaucoup moins marquée qu'à l'accoutumé (constat personnel et confirmé par les villageois de Mbomo).

Milieu biotique

L'Afrique Centrale abrite la deuxième plus grande zone de forêt tropicale sur Terre après celle de l'Amazonie. Le PNOK en fait partie et est constitué à 85 % de massifs forestiers de type semi sempervirente. Il est caractérisé par une riche diversité d'habitats dont les grands types sont : la forêt primaire mixte de terre ferme à canopée fermée (e.g. avec *Entandrophragma utile*, *E. candollei*, *E. cylindricum*), la forêt à marantacées (e.g. *Haumania liebrechtsiana*, *Megaphrynium spp.*, *Aframomum spp.*), la forêt ripicole (e.g. *Lophira alata*, *Guibourtia demeusei*, *Trichilia retusa*), la forêt mono-dominante à Limbali (*Gilbertiodendron dewevrei*), la forêt inondée (e.g. *Gilbertiodendron ogoense*, *Cryptosepalum congolanum*), la forêt marécageuse (e.g. *Xylopia spp.*, *Mitragyna ciliata*, *Lophira alata*), la savane (e.g. *Hymenocardia acida*, *Jardinea gabonensis*), et les salines incluses (clairières salifères hydromorphes ; e.g. *Mimosa pigra*, *Rhynchospora corymbosa*, *Graminae*, *Cyperaceae*) (Maisels, 1996) (Figure 9). Ces clairières sont fréquentes dans les forêts d'Afrique Centrale : en République Démocratique du Congo (Léonard, 1951 ; Deuse, 1960), au nord de la République du Congo et au Sud de la République Centre-Africaine (Olejniczak, 1994 ; Turkalo et Fay, 1995). Leur taille varie de quelques hectares à plusieurs dizaines d'hectares.

Le PNOK présente, sur 15 % de sa surface, une mosaïque de forêts et de savanes qui n'ont jamais connu de modifications suite aux actions anthropiques. Un autre processus écologique observé dans ce parc est la colonisation progressive de certaines zones de savanes par la forêt (White, 1995). La comparaison des relevés, de 2005 et 2009, de périmètre d'un de nos sites d'étude (Romani) semble rappeler ce phénomène dans le cadre de clairières.

De part sa diversité d'habitats, le PNOK abrite une biodiversité animale très riche, réunissant des espèces savaniques et forestières. 114 espèces de mammifères (sur 142 connues au Congo) dont 16 de primates, 442 espèces d'oiseaux (sur 626 connues au Congo) et 1 150 espèces végétales y ont été recensées (Maisels, 1996). Le PNOK a notamment fondé sa réputation sur la forte densité d'éléphants de forêt, de gorilles des plaines de l'Ouest, et de chimpanzés qu'il abrite. Ses forêts à marantacées (48 % du PNOK) sont des habitats de prédilection pour ces espèces car fournissant une végétation riche en protéine (Rogers, et al., 1990 ; Maisels, 1996). Les densités de gorilles y avaient

été estimées jusqu'à 10,5 ind./km² avant le passage des épidémies à virus Ebola (Bermejo, 1999). Les salines sont aussi des sites importants pour les grands mammifères qui viennent y consommer l'eau, le sol et la végétation herbacée riches en sels minéraux (Na, Ca et/ou K) (Maisels, 1996 ; éléphants : Vanleeuwe, *et al.*, 1998 ; gorilles : Nishihara, 1995 ; Magliocca et Gautier-Hion, 2002 ; Encadré 5). Une centaine de ces clairières salifères hydromorphes ont été découvertes au sein du PNOK (Vanleeuwe, *et al.*, 1998). Elles constituent une ressource clé d'alimentation tout au long de l'année. Les salines ont en outre l'immense avantage d'offrir l'opportunité d'observer de nombreuses espèces extrêmement difficiles à étudier en forêt.

Le PNOK abrite les deux sites d'intérêt de notre étude : les salines Lokoué et Romani (Figure 9), dont nous avons étudié les populations de gorilles de plaine de l'Ouest.

La notion de population est communément définie comme un groupe d'organismes de la même espèce occupant un espace déterminé, à un temps déterminé, et ayant le potentiel de se reproduire ensemble. Hormis pour les populations réputées isolées, il est généralement difficile de déterminer les contours d'une population et il revient usuellement à l'observateur de les définir. Dans cette étude, nous définissons les populations de Lokoué et de Romani comme l'ensemble des individus ayant été observés sur la saline, au cours d'une période donnée.

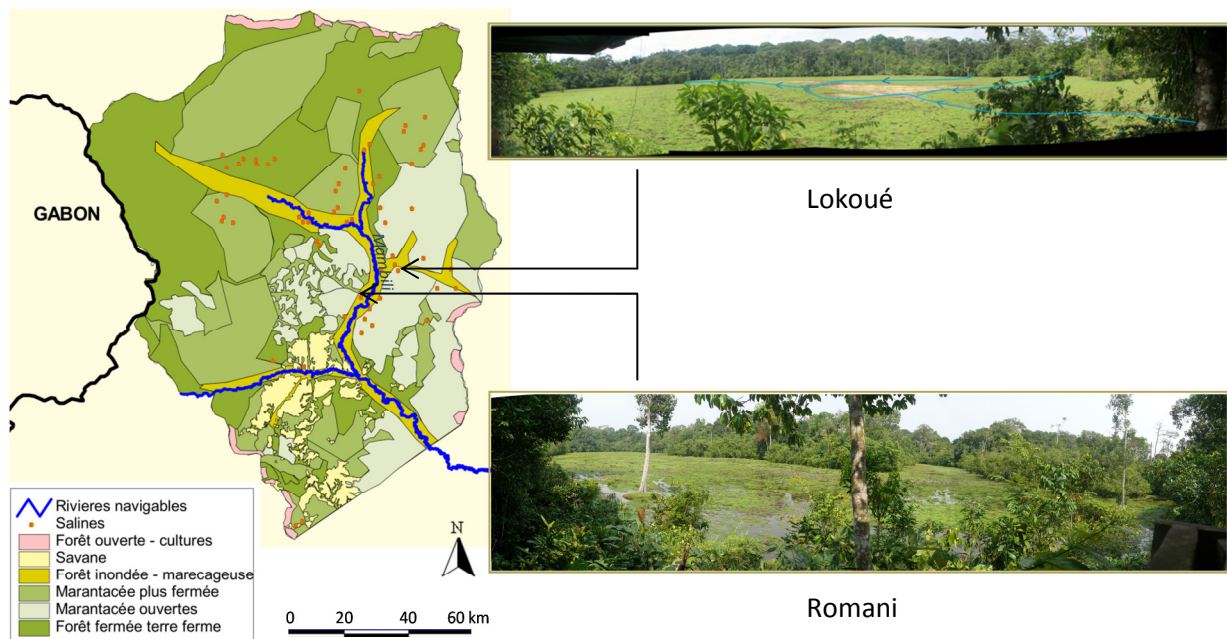


Figure 9 – Cartographie des différents types d'habitat constituant le PNOK (P. Ngouembé, 2010) et positionnement des salines Lokoué et Romani

Encadré 5 – Exploitation interspécifique des salines

En 2008-2010, la saline Lokoué était couramment fréquentée par les colobes Guéréza (*Colobus guereza* = *C. abyssinicus*, dernière photo), les buffles de forêt



(*Syncerus caffer nanus*), les céphalophes à front noir (*Cephalophus nigrifrons*) et de nombreuses espèces d'oiseaux, essentiellement échassiers.



En lisière, étaient aussi fréquemment entendus des cercopithèques Moustac

(*Cercopithecus cephus cephus*), *Cercopithecus nictitans nictitans*, *Cercocebus agilis*, *Cercopithecus mona pogonias*.

La saline Romani était couramment fréquentée par les gorilles de plaines de l'Ouest, les éléphants de forêt, les buffles de forêt, les céphalophes à front noir, deux sitatungas résidentes (*Tragelaphus spekei*), les colobes Guéréza, et de nombreux oiseaux, essentiellement des échassiers. Les gorilles côtoyaient très bien ces espèces (photos) (Ménard, *et al.*, 2010).



II. 2) La saline Lokoué et sa population de gorilles

La saline Lokoué (initialement Lokoué-Iboundji ; 00°54'N 15°10'E) est située à moins de 1 km au Sud de la rivière Lokoué et est distante de 5 km du campement hébergeant les observateurs. Elle présente une forme globalement ronde de 4 ha. Ainsi, les gorilles sont distants au maximum de 200 m lorsqu'ils sont sur la saline. Plusieurs petits cours d'eau peu profonds la traversent. Elle est marécageuse, bien que présentant en son centre une zone de terre ferme (Figure 9).

Dans un rayon de 4 km au moins, la saline Lokoué est entourée de forêt à marantacées, à canopée semi-ouverte (Devos, 2008). Cette saline fait partie d'un complexe de 12 clairières situées dans un rayon de 4 km au Sud de la rivière Lokoué. Dix de ces clairières sont identifiées comme de type « bais » : beaucoup plus hydromorphes que les salines, elles présentent en surface une pellicule d'eau libre en permanence et sont caractérisées par une praticabilité très limitée par leur caractère très marécageux. Lokoué-Olongé est la seconde saline du complexe. Elle est située à environ 1 km au Sud de la saline Lokoué et a une surface de 0,15 ha (Devos, 2008). Aucune pression anthropogénique n'a pour l'heure été observée au niveau de la saline Lokoué.

La forte fréquentation de la saline Lokoué par les gorilles fut mise en avant lors d'une étude préliminaire (Ménard et Querouil, 2000). De plus, sa forme globalement ronde offrait de bonnes conditions d'observation. La population de gorilles visiteuse de cette saline est étudiée depuis 2001. Suite à une épidémie à virus Ebola survenue en 2003-2004, 95 % des 377 gorilles identifiés ont disparu (Caillaud, *et al.*, 2006 ; Devos, *et al.*, 2008a).

En 2001-2002, des gorilles ont été observés 94,5 % des jours d'observation, et 45 % des heures d'observation. Les résultats de l'étude de F. Levréro (2005) sur les modalités de fréquentation de la saline Lokoué au cours de 2001 et 2002 montrent qu'elles différaient entre les différents types d'unités sociales (groupe reproducteur, groupe non reproducteur, solitaire). Les groupes reproducteurs et les solitaires fréquentaient la saline à des créneaux horaires différents, les premiers venant surtout en milieu de journée, les derniers le matin et le soir, ce qui traduisait une certaine régulation spatio-temporelle au sein de la population pour l'accès au site. En nombre de visites, proportionnellement à leur nombre, les différents types d'unités sociales fréquentaient la saline de manière équivalente. En moyenne, chaque unité avait été observée 11 fois ($10,8 \pm 9$, médiane = 8, min = 1, max = 44). Il existait cependant une plus grande variabilité du nombre de visites pour les groupes non reproducteurs et les solitaires, que pour les groupes reproducteurs. Les visites des groupes reproducteurs étaient plus espacées dans le temps (médiane : 12,7 vs. 6 jours). Comme à Mbeli et à Maya (Parnell, 2002a), les groupes de Lokoué restaient en moyenne plus longtemps sur la saline que les solitaires (environ $2h45 \pm 1h$ vs. $2h03 \pm 59min$). Néanmoins, comme à Mbeli (Parnell, 2002a), il existait à Lokoué des variations dans les modes de fréquentation selon l'identité des unités,

certaines étant des visiteuses fréquentes (visites espacées de 8 à 29 jours en moyenne) et régulières, d'autres venant de manière espacée (de 1 à 4 mois ; supérieur à 4 mois pour les visites « rares ») ou irrégulières. Par ailleurs, les nombres d'unités et de gorilles visiteurs variaient mensuellement, de façon non corrélée à la pluviométrie. Toutefois, la fréquentation entre les mois de décembre et d'avril suivait la même tendance que la pluviométrie et les plus faibles taux de visites s'observaient à cette saison. Un accroissement de la disponibilité en fruits dans la forêt pourrait expliquer la chute de fréquentation de la saline.

En 2005-2006, des gorilles ont été observés 42 % des jours d'observation, et 15 % des heures d'observation. La durée moyenne des visites était de 2h24 (min = 1min, max = 8h29). 85 % des solitaires avaient été vus plus d'une fois, avec en moyenne 4,3 (2-10) visites, et 80 % des groupes (reproducteurs ou non) avaient été vus plus d'une fois, avec en moyenne 6 (3-9) visites (Cristescu, 2005).

En 2008-2010, des gorilles ont été observés seulement 22,9 % des jours d'observation, et 4,6 % des heures d'observation. La durée moyenne des visites était de 1h18 (min = 1min, max = 3h45). 75 % des solitaires et 66,7 % des groupes (reproducteurs ou non) avaient été vus plus d'une fois.

II. 3) La saline Romani et sa population de gorilles

La saline Romani (00°46'N 15°01'E) est distante de 1,5 km à l'ouest de la rivière Mambili et est située à environ 2 km du campement. Elle présente une forme allongée, avec une excroissance au nord-est. Sa surface est d'environ 2,4 ha. Les animaux peuvent être distants au maximum de 300 m et ne pas être visibles les uns des autres si certains se trouvent au niveau de l'excroissance. Elle est traversée par un court d'eau peu profond et est marécageuse. (Figure 9)

Les pourtours de la saline Romani sont constitués de forêts à marantacées à canopée semi-ouverte. Aucune pression anthropogénique n'a pour l'heure été observée au niveau de la saline Romani.

La population visiteuse de cette saline est étudiée depuis 2005.

En 2005-2006, des gorilles ont été observés 67 % des jours d'observation. La durée moyenne des visites était de 1h48 (min = 1min, max = 9h05). 83 % des solitaires avaient été vus plus d'une fois, avec en moyenne 4,2 (2-12) visites, et 86 % des groupes (reproducteurs ou non) avaient été vus plus d'une fois, avec en moyenne 4,2 (2-9) visites (Cristescu, 2005).

En 2008-2010, des gorilles ont été observés 48,2 % des jours d'observation, et 9,4 % des heures d'observation. La durée moyenne des visites était de 52min (min = 1min, max = 9h). 87 % des solitaires et 73,3 % des groupes (reproducteurs ou non) avaient été vus plus d'une fois.

III - PERIODES D'ETUDE

Cette étude considère l'ensemble des données recueillies sur les populations de Lokoué et de Romani par différents chercheurs entre 2001 et 2010. Du fait d'interruptions entre les périodes d'étude, les observations sont réparties en trois grandes périodes : 2001-2002 ; 2003-2006 ; 2008-2010. C'est durant la deuxième période qu'à eu lieu l'épidémie à virus Ebola, qui a commencé en décembre 2003 et s'est étalée sur un an (Caillaud, *et al.*, 2006). Nous la décomposons donc en deux nouvelles périodes : pendant Ebola et deux ans après Ebola. De 2005 à 2010, les populations de Lokoué et de Romani furent observées simultanément. (Tableau I)

Tout au long de cette thèse, les différents couples période/site d'étude, seront représentés par les acronymes suivants : • Populations de Lokoué : « LBE » pour Lokoué avant (before) Ebola, « LE » pour Lokoué durant Ebola, « LAE1 » pour Lokoué deux ans après Ebola, « LAE2 » pour Lokoué six ans après Ebola ; • Populations de Romani : « R1 » pour Romani période 1, « R2 » pour Romani période 2. Mes propres observations ont couvert la période 2008 à 2010 pour les deux populations. (Tableau I)

Tableau I – Effort d'échantillonnage concernant les populations de Lokoué et de Romani

Période d'étude		Observation		Présence de gorille		Obs.
		Nombre de jours	Nombre d'heures	% des jours	% des heures	
Lokoué	« LBE » 04-2001 à 09-2003	380	3668	94,5	45,0	(a)
	« LE » 12-2003 à 11-2004	238	2042	66,4	28,7	(b)
	« LAE1 » 12-2004 à 05-2006	344	3110	41,3	12,4	(c)
	« LAE2 » 06-2008 à 04-2010	253	2145	22,9	4,6	(d)
Romani	« R1 » 02-2005 à 05-2006	287	2088	62,7	20,7	(e)
	« R2 » 06-2008 à 04-2010	307	2767	48,2	9,4	(d)

Obs : Observateurs : (a) : SG : Sylvain Gatti ; FL : Florence Levréro ; RA : Rémy Andembo ; JBL : Jean-Bruno Lépalé ; SN : Serge NGouma ; DC : Damien Caillaud ; MD : Mélanie Douadi ; (b) : SG ; RA ; JBL ; CD : Céline Devos ; (c) : RA ; RC : Romane Critescu ; MD : Maeva Dewas ; LB : Ludovic Bouquier ; SN : Simon Navel ; EB : Élodie Bigot ; DP : Delphine Paquet ; (d) RA ; JBL ; GFL : Guillaume Le Flohic ; PM : Peggy Motsch ; EG : Elvis Gabikiny ; CG : Céline Genton ; QG : Quentin Gautier ; AL : Audrey Lavandier ; (e) : RC ; MD ; LB ; SN ; EB ; DP ; JF : Jean-Félix ; BX : Brice

IV - METHODES D'OBSERVATION

Les observations des gorilles avaient lieu depuis un mirador situé à 5 m de hauteur, en lisière des salines (Figure 10). Les distances d'observation pouvaient varier de 5 à 200 m environ. Les gorilles n'apparaissaient pas perturbés par la présence calme et silencieuse d'observateurs. Un ou deux observateurs observaient tous les jours sauf exception, en moyenne 8 h 40 min (± 1 h 06 min) à Lokoué, et 9 h 25 min (± 50 min) à Romani (saline plus proche du campement).

Nous disposions pour les observations d'une longue-vue KOWA TSN2 (x20 à x60), et d'une caméra Sony Handycam Digital 8 DCR-TRV 620E ou d'un appareil photo réflex Canon EOS 40D, monté sur un téléobjectif Canon Lens (600mm ; f/4L) et un doubleur de focale Canon Extender (x2) si nécessaire.



Figure 10 - Poste d'observation : (a) Mirador de Romani (b) Vue de la saline Romani depuis le mirador

Au cours des observations, chaque gorille était individuellement identifié, ainsi que son sexe si possible, sa classe d'âge, le type d'unité sociale dont il faisait partie et l'identité de cette unité sociale. Le processus d'identification était répété à chacune des visites de gorilles. À chaque visite des salines par une unité de gorilles, la date de visite, l'heure d'entrée et de sortie de la saline par l'unité étaient enregistrées. Les données collectées ont été utilisées dans les analyses des changements de la démographie et dynamique sociale des populations, ainsi que dans les modélisations de type capture-marquage-recapture, qui sont détaillés dans les chapitres suivants.

Identification des individus

L'identification des individus se faisait en se basant sur la combinaison de caractéristiques physiques : au niveau de la tête : forme des narines et présence de fossettes ou autres caractéristiques (« nose-prints », *sensu* Schaller, 1963, forme de l'arcade sourcilière, présence de plis de peau sous les yeux (« rides », poches, veines), présence d'une crête sagittale (mâle adulte) ; au niveau du corps entier : présence de blessures ou cicatrices, morphologie, coloration du pelage,

handicaps potentiels (Parnell, 2002b ; Gatti, *et al.*, 2004 ; Dufour et Petit, 2010) (Figure 11). Des photos de chaque individu sont prises à chacune de leurs visites afin de pouvoir si nécessaire valider l'identification *a posteriori*. L'équipe dispose actuellement d'une banque de plus de 15 000 photos, dont plus du tiers apporté par cette étude avec les compositions détaillées documentées pour chaque photo. Des schémas légendés de chaque individu sont en outre réalisés lors de la première observation et actualisés lors des observations suivantes.

En dernier recours, les rares doutes concernant l'identification d'un individu ont pu être levés par le biais de génotypages (réalisés par D. Vallet (UMR ECOBIO), voir Vallet, *et al.*, 2007 ; Le Gouar, *et al.*, 2009 pour les détails méthodologiques). Les échantillons de fèces génotypés ont été collectés en pistant les unités de gorille en forêt. La collecte de fèces a été effectuée avec masque, gants, pinces et piluliers stériles. Chaque échantillon était identifié par le nom du groupe pisté et l'attribution d'une classe d'âge d'après le diamètre de la crotte (Schaller, 1963 ; Tutin, *et al.*, 1992). Ils étaient conservés avec du gel de silice, à l'abri de la lumière.

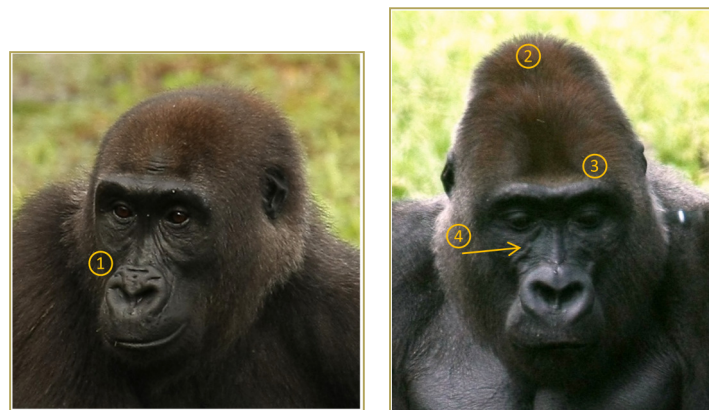


Figure 11 – Exemples de caractéristiques physiques permettant l'identification individuelle : 1 : « nose-print », 2 : crête sagittale, 3 : forme de l'arcade sourcilière, 4 : veine

Détermination de la classe d'âge et du sexe

Une classification des différentes classes d'âge et de sexe avait été établie pour les gorilles de montagne (Schaller, 1963). Harcourt *et al.* (1990), Fossey (1982), et Watts (1990) l'ont ensuite révisée. Elle fut adaptée et standardisée pour le gorille des plaines de l'Ouest lors d'un colloque à Bomassa (République du Congo) en 2000, bien que l'on ne disposait pas encore de données issues de suivi de population à long terme. Breuer et ses collaborateurs (2009) proposent finalement une classification appuyée sur les données de maturation physique et comportementale de 303 gorilles observés lors d'une étude de 12 ans. Nous avons utilisé cette dernière classification.

Six classes d'âge ont été définies : *enfant* (≤ 4 ans), *juvénile* (de 4 à 7,5 ans), *subadulte* (de 7,5 à 10 ans pour les femelles ; de 7,5 à 11 ans pour les mâles), *femelle adulte* (≥ 10 ans), « *dos noir* » (« *blackback* » en anglais ; mâle de 11 à 14 ans), et mâle adulte (« *dos argenté* », ou « *silverback* » en anglais, ≥ 14 ans) (Tableau II). Comme précédemment définis par Gatti *et al.* (2004), dans notre étude le terme « *adulte* » comprend les classes d'âge au-delà de 10 ans, donc les mâles et femelles matures, et les dos noirs. Le terme « *immatures* » représente les classes d'âge inférieur.

Le fort dimorphisme sexuel existant chez le gorille de plaine de l'Ouest rend aisé le sexage des « dos noirs » et des adultes. Il est plus difficile de sexer les subadultes, juvéniles et enfants car les caractères sexuels secondaires ne sont pas encore développés et que les parties génitales sont très discrètes. Les parties génitales ne sont vraiment visibles que dans certaines circonstances, lorsque les gorilles se penchent pour manger de la terre par exemple. L'observation de l'individu en train d'uriner est une autre occasion de le sexer.

Détermination du type d'unité sociale

La détermination de la classe d'âge et du sexe des individus constitutifs d'une unité permet de déterminer le type de cette unité sociale (voir I-1).

Sur la base de sept années d'observation de la population de Mbeli Bai (République du Congo), Parnell (2002b) décrit cinq étapes dans la maturation d'un GR. *Naissant* : un dos argenté et une femelle adulte sans progéniture. Nous élargissons cette définition avec la possibilité d'avoir plusieurs femelles adultes. *Enfant* : un dos argenté et une ou plusieurs femelles adultes avec enfant. *Juvénile* : un dos argenté et une ou plusieurs femelles adultes, avec une progéniture au maximum juvénile. *Mature* : un dos argenté et une ou plusieurs femelles adultes, avec une progéniture allant d'enfant à jeune dos argenté (de 12 à 15 ans). *Sénescent* : un dos argenté, peu ou pas de femelles adultes, avec seulement une progéniture de classes d'âge élevées. Nous élargissons cette définition avec la possibilité que l'ensemble des classes d'âge soient représentées, avec une majorité des classes les plus élevées, et le constat de l'émigration de la majorité des femelles adultes.







Une fois faite l'identification des individus et de l'unité sociale dans laquelle ils se trouvaient, les composantes de la dynamique sociale de la population étaient relevées : transfert d'individus d'une unité sociale à une autre, formation d'une unité sociale, naissance, mort ou disparition d'individu dans une unité sociale (en cas de disparition d'un individu, la mort était présumée seulement s'il s'agissait d'un enfant ou d'un juvénile dont la mère était encore présente dans la population), présence d'un immigrant. Un individu était considéré « immigrant » lorsqu'il était nouvellement observé dans la population au cours d'une période d'étude, et alors qu'il n'avait jamais été observé au cours des périodes précédentes.

Dénomination des individus

Chaque groupe et individu solitaire étaient désignés par un code. Initialement, l'identité d'un groupe était déterminée par celle de son dos argenté. Les groupes formés à partir d'un dos argenté solitaire identifié portaient le nom de ce dernier. Cette identité était conservée aussi longtemps que le dos argenté, associé avec au moins un même individu, était observé, et ceci, quelle que soit la dynamique du groupe. Concernant les groupes dépourvus de dos argenté, nous nommions aussi cette association et maintenions le même code tant qu'au moins deux individus identifiés restaient ensemble.

Complétant les identités déjà en cours, une nomenclature codifiant l'état de chaque individu à un temps t a été mise en place sur cette étude. Cette nouvelle nomenclature précise la classe d'âge, le type et l'identité de l'unité d'appartenance, et l'année-mois de première observation de l'individu dans cet état. Un fichier permet de suivre l'évolution de ces identités en fonction du temps, et donc la maturation et l'historique sociale de chaque individu.

Tableau II – Caractéristiques des classes d'âge et de sexe chez le gorille de plaine

Classe	Age (année)	Caractéristiques	Illustration
Enfant	$X \leq 4$	Allaité et porté en permanence ventralement pendant les premiers mois puis dorsalement lors des déplacements	
Juvenile	$4 < X \leq 7,5$	Sevré ; petite taille et traits arrondis ; plus indépendant qu'au stade enfant mais peut-être néanmoins porté lors de situations stressantes	
Subadulte	Femelle : $7,5 < X \leq 10$ Mâle : $7,5 < X \leq 11$	Corps allongé et membres fins ; développement des tétons chez la femelle ; développement de la musculature des épaules et du cou chez le mâle	
Femelle adulte	$X \geq 10$	Présente une poitrine développée ; accompagnée ou non d'un enfant	
Mâle à dos noir	$11 < X \leq 14$	Taille similaire ou supérieure à une femelle adulte ; musculature développée ; le dos peut prendre une coloration rousse	
Mâle adulte ou Dos argenté	$X \geq 14$	Les poils du dos sont gris et cette coloration peut s'étendre sur les épaules et sur les cuisses ; la crête sagittale est développée	

CHAPITRE 2

-

**Quel potentiel de récupération pour une population de gorilles
de plaine de l'Ouest, suite à une épidémie à virus Ebola ?
Résultats de 10 années de suivi.**



« Pour survivre, les sociétés ont plus besoin de futures mamans que d'experts. »

Claude Frisoni, Pièces montées

- CHAPITRE 2 -

QUEL POTENTIEL DE RECUPERATION POUR UNE POPULATION DE GORILLES DE PLAINE DE L'OUEST, SUITE A UNE EPIDEMIE A VIRUS EBOLA ?

RESULTATS DE 10 ANNEES DE SUIVI.

Ce chapitre fait l'objet d'une publication dans la revue *Plos One* (Genton, *et al.*, 2012). Nous en présentons ici une synthèse en français, puis l'article publié.

I - SYNTHÈSE

➤ Il est particulièrement intéressant pour les écologistes et les acteurs de la conservation d'étudier les capacités de récupération des populations naturelles suite à un crash démographique. Les opportunités d'étude sont néanmoins rares, du fait de la difficulté à disposer des données de suivi des populations, à la fois avant et après le crash démographique. Les épidémies à virus Ebola ayant eu lieu en Afrique Centrale ont tué jusqu'à 95 % des individus des populations de gorilles de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) affectées (Huijbregts, *et al.*, 2003 ; Walsh, *et al.*, 2003 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006). Évaluer si, et en combien de temps, une population affectée peut se rétablir est essentiel pour ce taxon en danger critique d'extinction (Walsh, *et al.*, 2008). La population de gorilles visitant la saline Lokoué (Parc National d'Odzala-Kokoua, République du Congo, Chapitre 1-II-2), a été suivie deux ans avant, puis deux ans et six ans après avoir subi une épidémie à virus Ebola en 2004. Ceci nous permet de mesurer les impacts de cette épidémie sur la structure de la population à court et plus long terme et d'évaluer, avec nos connaissances de l'espèce et de cette population en particulier, son potentiel de récupération.

➤ Durant les trois périodes d'étude (avant Ebola : 380 jours d'observation ; deux ans après Ebola : 344 jours ; six ans après Ebola : 253 jours ; Table I), la taille, la composition, et la dynamique de la population de Lokoué ont été étudiées selon la méthodologie exposée au Chapitre 1-IV. Nous avons testé statistiquement l'effet de la période d'étude sur divers paramètres caractérisant la population (Annexe A). Des modèles linéaires généralisés (GLM) utilisant la méthode de quasi-vraisemblance, et une variance proportionnelle à la moyenne mise au cube, ont été utilisés pour tester les variations de la taille des groupes reproducteurs et de leur nombre de femelles adultes. La famille de type « quasi » a été utilisée pour prendre en compte la surdispersion de ces variables. Des GLM de la famille binomiale, avec une fonction de lien *logit*, ont été utilisés pour comparer les

proportions suivantes : immatures, femelles adultes vs. mâles adultes, sex-ratio des individus matures (femelles/mâles), proportion des femelles avec enfant, taux de natalité, groupes vs. solitaires. Un GLM binomial a été utilisé pour tester les variations de la proportion d'individus vivant en groupe, en codant cette variable comme « 1 » pour les individus vivant en groupe, et « 0 » pour les solitaires. L'effet de la période d'étude sur la population a été testé en réalisant des analyses de déviance sur les GLM présentés ci-dessus. En cas de significativité, des tests de comparaisons multiples ont été réalisés.

➤ La taille de la population, qui comptait environ 380 gorilles avant Ebola, a chuté à moins de 40 gorilles après Ebola. L'épidémie a touché majoritairement les individus vivant en groupe (Caillaud, *et al.*, 2006). Ainsi, deux ans après Ebola, la proportion d'individus vivant en groupe a significativement diminué (66 % vs. 92 %), et la population comptait significativement moins d'immatures et de femelles adultes (55 % vs. 76 %), catégories d'individus connus pour vivre exclusivement en groupe (Magliocca, *et al.*, 1999 ; Gatti, *et al.*, 2004). Du fait de cet impact marqué sur les individus vivant en groupe, une inversion du sex-ratio des individus matures a été observée entre avant et deux ans après Ebola (1,38 vs. 0,55), bien que non significative³. La taille des groupes reproducteurs et le nombre de femelles adultes qu'ils comprenaient ont significativement diminué (respectivement : 4,6 individus vs. 8,2 ; 1,6 femelles adultes vs. 3,2). Il s'agissait de groupes reproducteurs nouvellement formés, appelés « groupes naissants » (Parnell, 2002b). Six ans après Ebola, la taille de la population, restée stable, et l'absence de groupes matures (*i.e.* incluant toutes les classes d'âge, notamment des dos noirs), signent toujours le passage de l'épidémie. Cependant la structure démographique ne diffère plus significativement de celle de la population pré-Ebola. Bien que huit mâles solitaires aient disparu sur les 13 observés deux ans après Ebola, l'immigration de 12 femelles adultes, la formation de trois nouveaux groupes reproducteurs, et les six naissances enregistrées suggèrent que la population a le potentiel de récupérer.

Nos travaux montrent que, compte tenu des divergences de structure démographique d'une population de gorilles deux ans et six ans après une épidémie à virus Ebola, les paramètres démographiques pourraient être utilisés comme indicateurs du passage plus ou moins récent d'une épidémie dans des populations qui n'auraient pas fait l'objet d'étude préalable.

➤ Nous mettons en évidence une dynamique de la population post-Ebola, avec un taux de renouvellement des individus de 59 % (N = 32) entre deux et six ans après l'épidémie. Les mâles solitaires non-matures (dos noirs, subadultes) tendaient à émigrer de la population, probablement à la recherche de partenaires sexuels. Dans le même temps, les jeunes dos argentés (sexuellement matures) restaient et formaient de nouveaux groupes reproducteurs avec des femelles immigrantes

³ glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 3,814$, df = 2, p = 0,149

(95 %, N = 20). En période post-Ebola, nous observons aussi une dynamique concernant les groupes reproducteurs, avec des femelles ayant survécu à la période épidémique et rejoignant, durant l'épidémie, des dos argentés solitaires âgés (> 17 ans), bénéficiant ainsi de leur protection (Harcourt et Greenberg, 2001). Ces dernières rejoignirent ensuite de jeunes dos argentés (15 ans environ) avec lesquels elles se sont reproduites. Des transferts de femelles comparables, vers de jeunes mâles adultes, avaient déjà été observés dans la population de Lokoué avant Ebola (Gatti, 2005), ainsi que dans la population de Mbeli, non-affectée par une épidémie à virus Ebola (Parc National de Nouabalé-Ndoki, Rép. du Congo, Stokes, et al., 2003). C'est ce que Watts (1990) appelle « l'échantillonnage des mâles » par lequel les femelles pourraient exercer un choix sur leur partenaire après des transferts auprès de différents mâles. Cette instabilité pourrait avoir ralenti la croissance de la population, en induisant notamment une réduction de la fécondité des femelles du fait de leurs transferts entre groupes (Stokes, et al., 2003). Cependant, nous notons que, si la structure sociale du gorille de plaine de l'Ouest a eu un coût en favorisant la propagation du virus au sein des groupes, elle semble aussi offrir un avantage pour la récupération de la population dans la mesure où les dos argentés ayant un statut post-reproducteur peuvent assurer la protection des individus vulnérables, tandis que les jeunes dos argentés peuvent former de nouveaux groupes reproducteurs stables. En outre, cette étude montre que l'infanticide, dont l'existence a été soupçonnée dans la population de Mbeli (Stokes, et al., 2003), n'est pas systématique chez le gorille de plaine de l'Ouest car nous avons observé deux cas dans lesquels les mâles de groupes reproducteurs ont toléré l'arrivée de femelles accompagnées d'enfant dont ils n'étaient pas les pères. Cette tolérance peut aussi contribuer à la récupération de la population.

La récupération de la structure de la population repose également sur les flux migratoires et notamment sur l'immigration d'individus. Or, un manque d'attractivité sociale du fait de la faible densité de la population et du faible potentiel reproducteur qu'elle peut offrir, et un manque de populations sources suite à l'impact potentiel du virus Ebola dans les zones périphériques, pourraient inhiber cette immigration. La population de Lokoué serait donc vouée à une première étape de croissance interne grâce à la maturation, *via* la reproduction, de ses groupes reproducteurs. Une croissance exponentielle plus forte pourrait ensuite être supportée par l'immigration d'individus attirés par la progéniture atteignant la maturité sexuelle, ce qui en retour favoriserait la formation de nouveaux groupes. Ainsi, nous ne pouvons qu'alerter sur l'importance de la préservation d'aires suffisamment larges permettant une dynamique métapopulationnelle favorable à la récupération des populations.

II - ARTICLE: RECOVERY POTENTIAL OF A WESTERN GORILLA POPULATION FOLLOWING A MAJOR EBOLA OUTBREAK: RESULTS FROM A TEN YEARS STUDY

OPEN ACCESS Freely available online



Recovery Potential of a Western Lowland Gorilla Population following a Major Ebola Outbreak: Results from a Ten Year Study

Céline Genton^{1*}, Romane Cristescu^{2,3}, Sylvain Gatti¹, Florence Levréro³, Elodie Bigot¹, Damien Caillaud⁴, Jean-Sébastien Pierre⁵, Nelly Ménard¹

* These authors contributed equally to this work.



PLOS ONE | www.plosone.org

1

May 2012 | Volume 7 | Issue 5 | e37106

II. 1) Abstract

Investigating the recovery capacity of wildlife populations following demographic crashes is of great interest to ecologists and conservationists. Opportunities to study these aspects are rare due to the difficulty of monitoring populations both before and after a demographic crash. Ebola outbreaks in central Africa have killed up to 95 % of the individuals in affected western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) populations. Assessing whether and how fast affected populations recover is essential for the conservation of this critically endangered taxon. The gorilla population visiting Lokoué forest clearing, Odzala-Kokoua National Park, Republic of the Congo, has been monitored before, two years after and six years after Ebola affected it in 2004. This allowed us to describe Ebola's short-term and long-term impacts on the structure of the population. The size of the population, which included around 380 gorillas before the Ebola outbreak, dropped to less than 40 individuals after the outbreak. It then remained stable for six years after the outbreak. However, the demographic structure of this small population has significantly changed. Although several solitary males have disappeared, the immigration of adult females, the formation of new breeding groups, and several birth events suggest that the population is showing potential to recover. During the outbreak, surviving adult and subadult females joined old solitary silverbacks. Those females were subsequently observed joining young silverbacks, forming new breeding groups where they later gave birth. Interestingly, some females were observed joining silverbacks that were unlikely to have sired their infant, but no infanticide was observed. The consequences of the Ebola outbreak on the

population structure were different two years and six years after the outbreak. Therefore, our results could be used as demographic indicators to detect and date outbreaks that have happened in other, non-monitored gorilla populations.

II. 2) Introduction

Infectious diseases are increasingly recognized as a major threat to biodiversity, along with habitat loss and degradation, and climate change (McCallum et Dobson, 1995 ; Daszak, *et al.*, 2000 ; Pedersen, *et al.*, 2007 ; Smith, *et al.*, 2009). Factors influencing the emergence and propagation of infectious diseases are relatively well known in humans and domestic animals (Daszak, *et al.*, 2000 ; Anyamba, *et al.*, 2010 ; Lai, 2011). However, the occurrence of disease outbreaks and their consequences on wildlife remain insufficiently documented (Tompkins, *et al.*, 2011). Several studies suggest that infectious diseases are emerging at an increasing rate in wildlife populations, as a result of closer contact between human populations and domestic and wild animals, changes in climate, and/or global land use. Such factors can contribute to the expansion of vectors' ranges (Harvell, *et al.*, 1999 ; Daszak, *et al.*, 2000 ; Epstein, 2001 ; Harvell, *et al.*, 2002 ; Wobeser, 2002 ; Chapman, *et al.*, 2005 ; Nunn et Altizer, 2006).

Emerging infectious diseases have been responsible for several cases of dramatic decline of wildlife populations (howler monkeys *Alouatta guariba clamitans* and *A. caraya* infected by Yellow fever (Holzmann, *et al.*, 2010), western lowland gorillas *Gorilla gorilla gorilla* infected by Ebola virus (Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006)). In some cases the decline has led to population extinctions (black-footed ferrets *Mustela nigripes* infected by the canine distemper virus (Thorne et William, 1988); a range of amphibian species infected by *Batrachochytrium dendrobatidis* (Heard, *et al.*, 2011)) or even species extinction (snails *Partulaturgida* affected by steinhausiosis (Daszak et Cunningham, 1999, see also Daszak, *et al.*, 2000 and Smith, *et al.*, 2009 for reviews). Measuring the demographic consequences of disease outbreaks is often difficult because pre-epidemic data are rarely available, due to the unpredictable nature of disease outbreaks (Donazar et Fernandez, 1990 ; Altizer, *et al.*, 2003 ; Delibes-Mateos, *et al.*, 2009 ; Lachish, *et al.*, 2009).

Several cases of population decline caused by infectious diseases have been documented in primates (see Nunn et Altizer, 2006 for a review in free-living primates). As human populations increase in size, human-primate contact becomes more frequent, increasing the probability of human-primate pathogen transmission (Nunn et Altizer, 2006). The Ebola virus is a typical example of such a pathogen. Since the first known human case in 1976 (Johnson, *et al.*, 1977), it has become a major threat to both biodiversity and human health. Ebola outbreaks have caused severe declines in chimpanzee and gorilla populations in Central Africa (Huijbregts, *et al.*, 2003 ; Walsh, *et al.*, 2003 ;

Leroy, *et al.*, 2004a ; Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006). Detailed studies of the impact of Ebola on gorillas have been conducted on two populations from the Republic of the Congo (RC): the Lossi sanctuary population, where Ebola outbreaks were recorded in 2002 and 2003 (Bermejo, *et al.*, 2006), and the large gorilla population of Lokoué, Odzala-Kokoua National Park (377 individually identified gorillas (Gatti, *et al.*, 2004)), affected in 2004 (Caillaud, *et al.*, 2006). These two outbreaks resulted in mortality rates estimated at around 90-95 %. During the Lokoué outbreak, individuals living in groups (mostly females and immature individuals) were more heavily affected than solitary males, highlighting the cost of sociality in terms of disease risk (Caillaud, *et al.*, 2006). The dramatic impact of Ebola led the International Union for Conservation of Nature (IUCN) to upgrade the status of western gorillas from “endangered” to “critically endangered”.

Here we describe the demographic changes observed in the Lokoué gorilla population during the six years following the Ebola outbreak, based on analysis of demographic data collected beginning in 2001. As Ebola disproportionately affected group-living individuals, it had an immediate, marked effect on the structure of the population. In particular, the proportion of solitary males (silverbacks or blackbacks) increased (Caillaud, *et al.*, 2006). We expected the social structure of the post-Ebola population to tend to go back to the normal, pre-Ebola structure. We hypothesized that in a relatively short period, the surplus of young silverbacks would tend to emigrate from the population to seek adult females, whereas unknown adult males and females would immigrate to form new groups. Secondly, we expected birth events to occur in the new groups, and thus the total population size to increase again. Below, we examine these hypotheses, and provide a detailed description of the post-Ebola population dynamics. We use our results to discuss the potential for recovery of the large gorilla population that was affected by Ebola.

II. 3) Materials and methods

Ethics statement

This research complied with the ethic guidelines of the CNRS/University of Rennes. This was an observational study. Observers remained quiet in a platform during observations and never tried to approach gorillas. Permission for this study was obtained from Odzala-Kokoua National Park (OKNP) and the Ministry of the Sustainable Development, the Forest Economy, and the Environment of the Republic of the Congo.

Study site and duration

The study gorilla population was observed in the 4 hectare (ha) swampy clearing of Lokoué (00°54'23''N; 15°10'33''E). Forest clearings in Odzala-Kokoua National Park attract numerous large

mammals, which feed on their herbaceous vegetation. The clearing vegetation has high mineral contents that gorillas do not find in food plants from the surrounding forest (Magliocca et Gautier-Hion, 2002) (see also Gatti, *et al.*, 2004 for a description of the Lokoué site). The camp was located 5 km away from the clearing, which minimized the disturbance to Lokoué gorillas. The gorilla population visiting the clearing was monitored between 2001 and 2010.

Observations were conducted during four periods, totaling 1,215 observation days and 10,965 hours (Table I): (1) before the Ebola outbreak, (2) during the Ebola outbreak (these data were only used to describe changes that concerned units known both after and before the outbreak), (3) two years after the Ebola outbreak, and (4) six years after the Ebola outbreak.

Table I – Observation time and presence of gorillas on the Lokoué clearing during each period of the study

Period	Dates	Observation		Gorilla presence
		N ₀ of days	N ₀ of hours	% of days
LBE	04-2001 to 09-2002	380	3668	94.5
LE	12-2003 to 11-2004	238	2042	66.4
LAE1	12-2004 to 05-2006	344	3110	41.3
LAE2	06-2008 to 04-2010	253	2145	22.9

LBE: Lokoué before Ebola, LE: Lokoué during Ebola, LAE1: Lokoué 2 years after Ebola, LAE2: Lokoué 6 years after Ebola.

Observations

Gorillas were observed from a 4-meter-high platform located at the edge of the clearing. The distance between the gorillas and the platform varied between 5 and 200 m (the approximate diameter of the clearing). The presence of observers in the platform did not seem to alter the behavior of the gorillas. During observation periods, the clearing was monitored daily, from approximately 7:00 a.m. to 4:30 p.m., by one or two observers using a Kowa spotting scope (20x60), and either a video camera (Sony Handycam Digital 8 DCR-TRV 620E) or a Canon EOS 40D digital camera equipped with a 600 mm lens and a Teleplus 2x converter. Gorillas were individually identified using a combination of physical features: shape of the face (supraorbital torus, nostrils, wrinkles), shape of the sagittal crest for silverbacks, nose-print, scars, physical handicaps, general body shape and hair color patterns (Gatti, *et al.*, 2004). A catalogue of photos and sketches was created and used to compare identifications made by different observers.

Sex and age-class were determined following physical and behavioral criteria as described by D. Caillaud *et al.* (2006) and S. Gatti *et al.* (2004), and age was derived from age classes as follows,

using results from T. Breuer *et al.* (2009): infants (≤ 4 years old), juveniles (4 to 7.5 years old), subadults (7.5 to 10 years old for females, 7.5 to 11 years old for males), adult females (≥ 10 years old), adult males (young adult males or “blackbacks”: 11 to 14 years old; mature males or “silverbacks”: ≥ 14 years old). Here, the term “immatures” refers to females and males up to 10 and 11 years old, respectively. The assignment of a reliable birth date for infants born during our study was not always possible due to the large time lag (sometimes several months) between consecutive visits of gorilla units. We estimated the age of infants with unknown birth dates by comparing their morphology with that of individuals of known age. Gorillas’ strong sexual dimorphism allowed us to easily determine the sex of adult individuals; but inconspicuous genitals of immature individuals rendered their sexing problematic. Immatures could only be occasionally sexed as they bowed to drink or to lick the soil.

Gorilla social units were categorized as solitary gorillas, breeding groups (BG, including adults of both sexes), and non-breeding groups, which did not include adult females and were typically composed of immature individuals and blackbacks (Gatti, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006). The individuals of each unit were identified during each visit.

The Lokoué population is not isolated. It is an open population, included in the much larger, continuous population ranging from the coast of Gabon to Central African Republic. For each of the three study periods, we therefore arbitrarily defined the Lokoué population as the set of social units observed on the clearing during the period. This definition assumes that the units visiting the clearing are representative of the population ranging in the vicinity of the clearing. Owing to the cumulative curves of gorilla unit numbers against number of days of observation of gorillas, we assumed that the three study periods were long enough to study changes in the composition and dynamics of the gorilla population visiting the Lokoué clearing (Figure S1). Statistical analyses comparing the structure of the population for the different study periods were performed using the group composition recorded the last time each group was observed. An individual was considered as an immigrant if it had never been observed before. Gorillas that disappeared between the two post-Ebola periods were considered as emigrants. As individuals who died fell into this category, the number of emigrants was likely slightly overestimated. However this bias can be assumed to be relatively small given gorillas’ extended lifespan.

Birth rates were calculated for each period by dividing the number of newborns observed during the study period by the number of adult female-years, as in Stokes, *et al.*, 2003 (e.g. one adult female with three months between its first and its last observation during the study period represents 0.25 adult female-years).

Emigration and immigration events were recorded between the Lokoué population pre-Ebola and two years post-Ebola, as well as between two and six years post-Ebola. All observed transfers of individuals between known groups were also recorded during the entire study.

Statistical analyses⁴

Generalized linear models (GLMs) with quasi family and variance proportional to the cube of the mean were used to compare count data between study periods. The quasi family was used to account for the overdispersion of the response variables. Modeled count data included: size of breeding groups and number of adult females per breeding groups. GLMs with binomial error and *logit* link function were used to model the following proportions: proportion of adult females and immature individuals vs. adult males, sex ratio of mature individuals (females/males), proportion of females with infants, birth rate and proportion of groups vs. solitary individuals. The effect of the study period on the proportion of individuals living in groups was tested using a binomial GLM, by coding the response variable as 1 for group-living individuals and 0 for solitary individuals. The effect of the study period on the different response variables was tested by analyzing the model deviances using *F*-tests (quasi likelihood models) and Chi-square tests (binomial models). All tests were performed using a type I error equal to 0.05. If an *F*-test was significant, post-hoc *t*-tests of the significance of the coefficient corresponding to each level of the independent categorical variable were performed after Bonferroni correction using function `adjust.esticon()` from the “RVAideMemoire” R package (Hervé, 2011). If a Chi-square test was significant, pairwise comparisons of the proportions were performed using the R function `pairwise.prop.test()`. If the post-hoc *t*-test was not significant while the global deviance test was, we considered that the difference between the two extreme values of the tested variable was significant. All statistical analyses were performed using R 2.11.1 (R Development Core Team, 2010).

II. 4) Results

II.4. a) Changes in the Lokoué population structure after the Ebola outbreak

The gorilla population decreased from 377 known individuals before Ebola, to 38 known individuals two years after Ebola, and 40 known individuals six years after Ebola (Figure 1). The proportion of adult females and immatures varied significantly between the three study periods (binomial GLM, $\chi^2 = 9.794$, $df = 2$, $P = 0.007$). It dramatically decreased between the period pre-Ebola and two years after the Ebola outbreak (*t*-test, Bonferroni correction: $df = 5$; $P = 0.024$). The number

⁴ repris en français p124

of adult males and immatures slightly decreased between two years and six years post-Ebola (due to a decrease in the number of blackbacks and subadults) while the number of adult females doubled (not tested, see [Figure 1](#)).

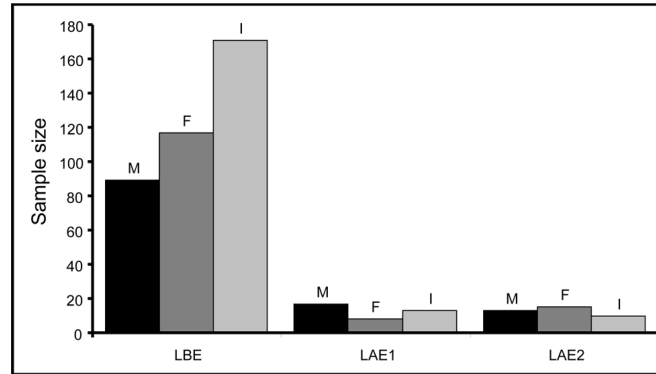


Figure 1 - Number of adult males (M), adult females (F) and immatures (I) identified during the study periods

LBE: Lokoué before Ebola, LAE1: Lokoué 2 years after Ebola, LAE2: Lokoué 6 years after Ebola (see details in [Table I](#)).

The number of social units dramatically declined between the period pre-Ebola and two years post-Ebola, particularly the number of groups, which fell from 45 to six. However, the proportion of groups among social units did not differ significantly between the three periods (binomial GLM, $\chi^2 = 4.978$, $df = 2$, $P = 0.083$; [Figure 2](#)). The number of units visiting the clearing decreased from 19 two years post-Ebola to 13 six years post-Ebola, which may explain the decrease in the percentage of observed days with gorillas ([Table I](#)).

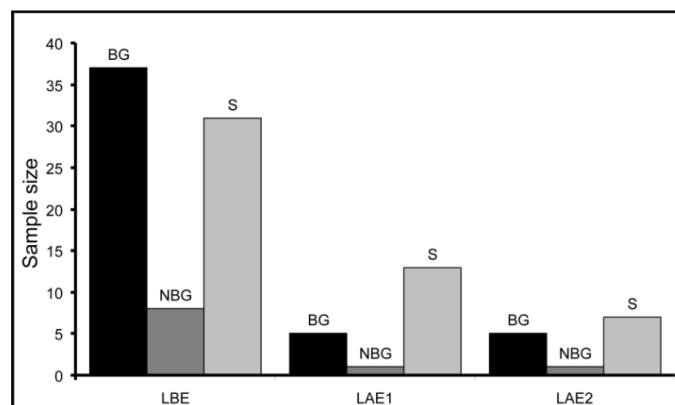


Figure 2 - Number of breeding groups (BG), non-breeding groups (NBG) and solitary individuals (S) identified during the study periods

LBE: Lokoué before Ebola, LAE1: Lokoué 2 years after Ebola, LAE2: Lokoué 6 years after Ebola (see details in [Table I](#)).

The proportion of individuals living in groups varied significantly between the three study periods (binomial GLM, $\chi^2 = 19.089$, $df = 2$, $P < 0.001$). It decreased significantly, by a factor of 1.4, between the period pre-Ebola and two years post-Ebola (92 % vs. 66 %; t -test, Bonferroni correction: $df = 5$; $P < 0.001$). Six years post-Ebola, it had increased compared to two years post-Ebola (82.5 %) but the variation was not significant (t -test Bonferroni correction: $df = 5$; $P = 0.460$). The important decrease of the sample size after the outbreak may explain the non-significance of this latter result (Jennions, 2003). The proportion of individuals living in groups did not significantly differ between the period pre-Ebola and six years post-Ebola (t -test, Bonferroni correction: $df = 5$; $P = 0.300$). More than 84 % of the solitary individuals were silverbacks or blackbacks, irrespective of the period. We recorded two solitary subadults two years post-Ebola and a unique case of a solitary adult female six years post-Ebola (one visit).

The size of the breeding groups and the number of females they included varied significantly between the three study periods (group size: quasi likelihood GLM, $F_{2,44} = 6.225$, $P = 0.004$; number of females: quasi likelihood GLM, $F_{2,44} = 3.671$, $P = 0.034$). These quantities decreased significantly, by a factor of 1.8 and 2, respectively, between the period pre-Ebola and two years post-Ebola (group size: 8.2 vs. 4.6; t -test, Bonferroni correction: $df = 40$, $P < 0.001$; Figure 3 ; number of females: 3.2 vs. 1.6; t -test, Bonferroni correction: $df = 40$, $P = 0.001$; Table II), and did not significantly vary between two and six years post-Ebola (group size: t -test, Bonferroni correction: $df = 8$, $P = 0.451$; number of females: t -test, Bonferroni correction: $df = 8$, $P = 0.300$). Nevertheless, the mean breeding group size and the mean number of adult females per group observed six years post-Ebola no longer significantly differed from the period pre-Ebola (group size: t -test, Bonferroni correction: $df = 8$, $P = 0.207$; number of females: t -test, Bonferroni correction: $df = 8$, $P = 1$). Interestingly, in contrast to Lokoué before the outbreak, no BGs included blackbacks two or six years after the Ebola outbreak (Table II and Figure 4).

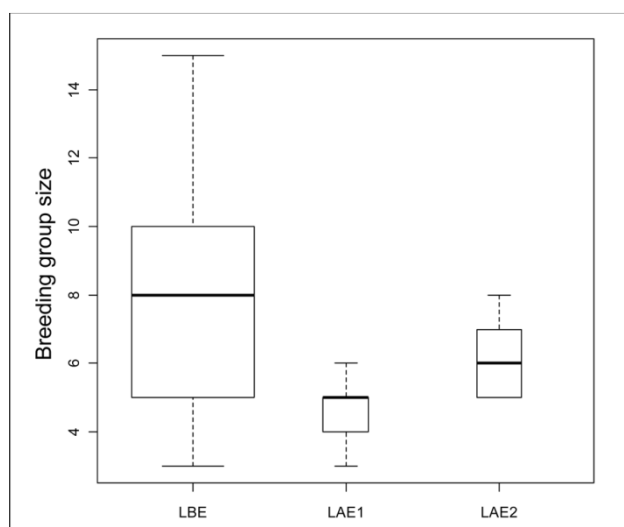


Figure 3 - Box plots of breeding group sizes during the study periods

LBE: Lokoué before Ebola, LAE1: Lokoué 2 years after Ebola, LAE2: Lokoué 6 years after Ebola (see details in [Table I](#)). Bold horizontal lines are median values. The width of the boxes varies in proportion to the square roots of the number of observations in the groups. The ends of the vertical lines indicate the minimum and maximum values.

The mean size for non-breeding groups was 5.5 (2-15) individuals in the pre-Ebola Lokoué population. Non-breeding groups before Ebola were composed of all classes of immatures except infants, and most of the non-breeding groups were accompanied by a silverback. Only one non-breeding group comprising two individuals was observed two years post-Ebola (one silverback and one subadult male) and six years post-Ebola (one silverback and one blackback, [Table II](#) and [Figure 4](#)).

Table II - Composition of breeding and non-breeding groups in the Lokoué population before and after the Ebola outbreak

Period	Group type	Group composition [mean number \pm SD, (range)]						
		SB	AF	BB	Sub	Juv	Inf	NI
LBE	Breeding groups	1 \pm 0	3.2 \pm 1.8	0.2 \pm 0.7	1 \pm 1	0.8 \pm 1.1	2 \pm 1.3	0
	(n = 37)	(1-1)	(1-7)	(0-4)	(0-4)	(0-4)	(0-5)	
	Non-breeding groups	0.9 \pm 0.4	0	0.9 \pm 1.2	2.3 \pm 1.9	1.5 \pm 2	0	0
	(n = 8)	(0-1)		(0-3)	(0-5)	(0-6)		
LAE1	Breeding groups	1 \pm 0	1.6 \pm 0.5	0	0.6 \pm 0.5	0.4 \pm 0.9	1 \pm 0.7	0
	(n = 5)	(1-1)	(1-2)		(0-1)	(0-2)	(0-2)	
	Non-breeding groups	1	0	0	0	0	0	0
	(n = 1)							
LAE2	Breeding groups	1 \pm 0	2.8 \pm 0.8	0	0.4 \pm 0.5	0.4 \pm 0.5	1.2 \pm 1.1	0.4 \pm 0.9
	(n = 5)	(1-1)	(2-4)		(0-1)	(0-1)	(0-2)	(0-2)
	Non-breeding groups	1	0	1	0	0	0	0
	(n = 1)							

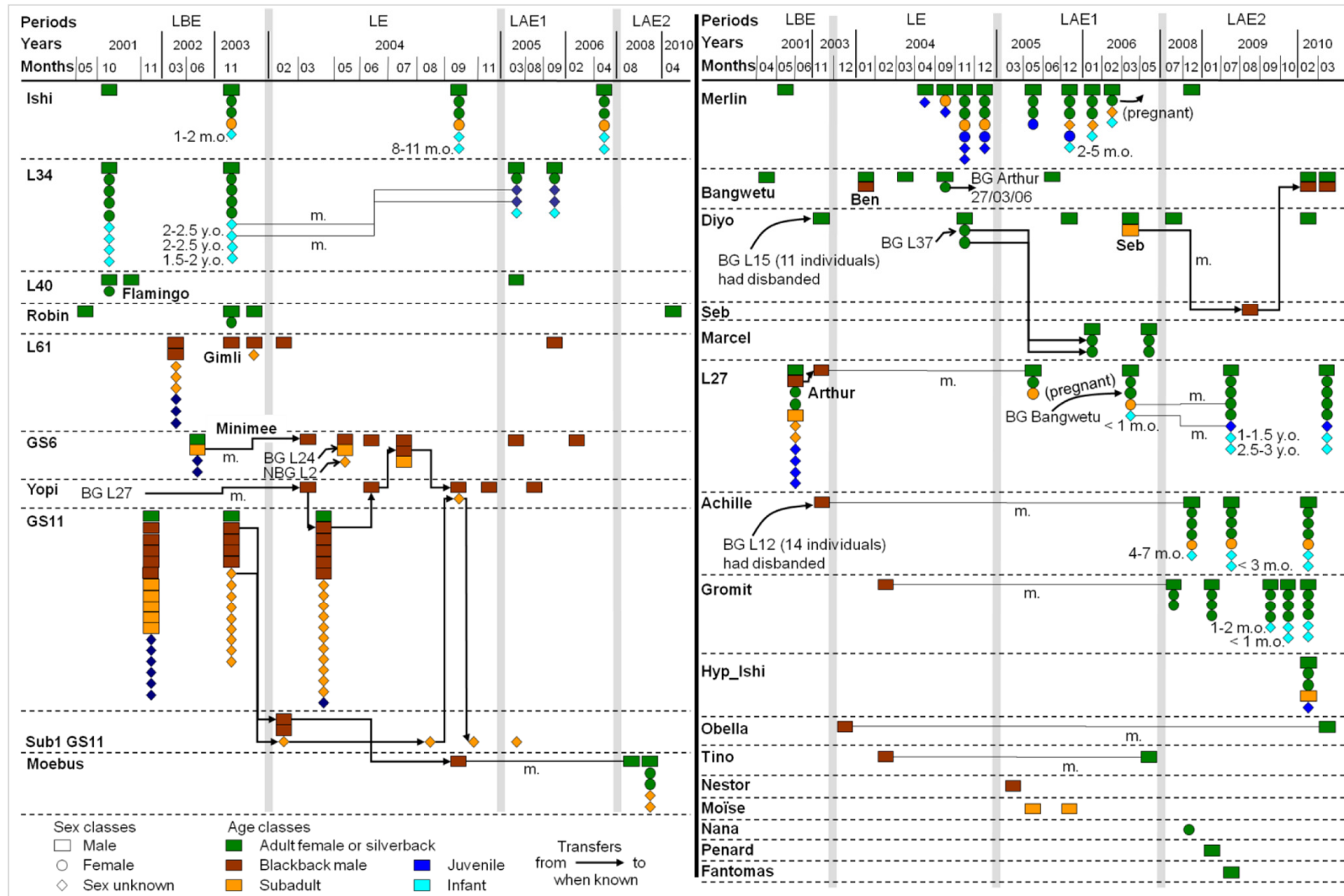
SB: Silverback, AF: Adult Female, BB: Blackback, Sub: Subadult, Juv: Juvenile, Inf: Infant, NI: Non Identified, LBE: Lokoué before Ebola, LAE1: Lokoué 2 years after Ebola, LAE2: Lokoué 6 years after Ebola (see details in [Table I](#)).

Figure 4 (next page) - Dynamics of the units during the study period (2001-2010)

Only the units observed after the Ebola outbreak are included. The unit compositions are given at the first visit on the clearing, for every change in composition, and at the last visit. Only the months and years when any change in a unit composition occurred are mentioned.

The names of units or individuals are in bold. BG: Breeding group; NBG: non-breeding group. m.: maturation of an individual during the period indicated by a line. m.o. (months old) or y.o. (years old): estimates of the age of infants at the date of observation. The grey bars distinguish between the study periods. LBE: Lokoué pre-Ebola period: April 2001 to November 2003, LE: Lokoué during Ebola period: December 2003 to December 2004, LAE1: Lokoué post-Ebola period 1: December 2004 to May 2006 and LAE2: Lokoué post-Ebola period 2: June 2008 to April 2010.

Figure 4 (legend on previous page) - Dynamics of the units during the study period (2001-2010)



II.4. b) Demography and dynamics of the Lokoué population after the Ebola outbreak

We identified 32 different units after the Ebola outbreak (Figure 4). Among the 377 individuals known in Lokoué before Ebola, only 22 were observed again after the outbreak. Among the 37 breeding groups known before the Ebola outbreak, only two were observed two years post-Ebola but were not seen again six years post-Ebola (Ishi, L34; Figure 4). Four other BGs (L40, Robin, L15, L12) disbanded before the outbreak, when their silverbacks and one blackback were observed as solitary males. Another BG (L27) was not seen after the outbreak, but two of its blackbacks were observed as solitary individuals (Yopi, Arthur). Among the eight non-breeding groups known in Lokoué pre-Ebola, none was observed after the outbreak. Only four individuals (three blackbacks and one subadult) from these non-breeding groups were observed again, as solitary individuals. Among the 31 solitary individuals known in Lokoué pre-Ebola, six were observed two years post-Ebola. Among these six, one was not seen again six years post-Ebola (Flamingo).

Breeding group instability

During the outbreak, three silverbacks (Merlin, Bangwetu, Diyo, see Figure 4) observed as solitary individuals before the outbreak formed breeding groups. In addition to their silverback, these three BGs were composed of: two adult females plus four immature individuals, one adult female, and two adult females, respectively. Each of these BGs disbanded during the two years after the Ebola outbreak, with a tenure length of less than two years. Two of their five females were not seen again. All three males were already mature in 2001 (> 14 years old). Therefore, two of them were at least 17 years old when they held their BGs. We do not know whether they had previously formed BG's or not. The last one (Diyo) had previously lived in a BG of 11 individuals and had lost his tenure before the Ebola outbreak. The presence of one subadult among the progeny of this BG in 2001 suggested that the group had existed for at least 7-8 years. Consequently, we estimated that Diyo was more than 24 years old when he formed his second BG in 2004.

Formation of new breeding groups

After the outbreak, we observed the formation of five BGs and the immigration of one BG (Hyp-Ishi) in the six-year period post-Ebola (Figure 4). Three of the newly formed BGs included previously-known solitary males (Arthur two years post-Ebola, Achille and Moebus six years post-Ebola) and two included immigrant solitary males (Marcel two years post-Ebola, Gromit six years post-Ebola). Among the six new BGs, four were formed from young silverbacks who had reached their maturity during the course of our study. They formed their first BG at an estimated age of 15

(Arthur), 16 (Moebus), and 18 years (Achille, Gromit). Only one of the 20 females in these BGs was known before the outbreak.

Female transfer

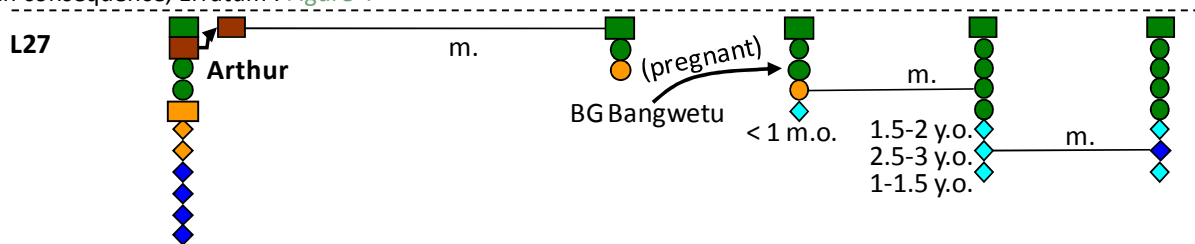
One female with her infant (4 to 7 months old) joined the silverback Achille who was solitary three months before and was unlikely to have sired this offspring. *In addition, an immigrating female left Bangwetu while she was pregnant, and subsequently joined Arthur's new breeding group, where she gave birth two years post-Ebola. The infant of that female survived to become a juvenile in Arthur's group during the observation period six years after the Ebola outbreak, despite the fact that Arthur was likely not his father.*⁵

Infant recruitment

During both post-Ebola periods, average birth rates were 0.31 births/female-year and 0.38 births/female-year, respectively, compared to 0.32 births/female-year in the pre-Ebola population. No significant difference was found between these birth rates (binomial GLM, $\chi^2 = 0.172$; $df = 2$; $P = 0.918$). A total of 11 infants were observed in breeding groups after the outbreak. Two were born two years post-Ebola (in Arthur's and Merlin's groups), four were born six years post-Ebola (in Achille's and Gromit's groups) and two were born between two and six years post-Ebola (in Arthur's group, Figure 4). The three remaining infants were born just before or during the outbreak (Ishi's and L34 groups, Figure 4). The proportions of adult females with infants did not significantly differ between periods (binomial GLM, $\chi^2 = 2.943$; $df = 2$; $P = 0.230$). At the end of the study, nine females out of 14 were potential future breeders (eight adult females without infants and one subadult female). Three of the six new BGs produced offspring (Achille's, Arthur's, and Gromit's groups), and the juvenile observed in the Hyp-Ishi group was potentially born after the Ebola outbreak (Figure 4).

⁵ Erratum : " In addition, an immigrating female left Bangwetu, and subsequently joined Arthur's new breeding group where she was pregnant at her first observation. Three years and four months later, she had an around 3-year old infant. Thus, this female gave probably birth in Arthur's breeding group, and her infant tolerated despite the fact that Arthur was likely not his father. Lastly, one pregnant female disappeared from Merlin's breeding group (Figure 4)."

En conséquence, Erratum : Figure 4



The fate of the unmated males

Among the 13 solitary males observed two years post-Ebola, eight were known before Ebola and five were immigrants (Figure 4). Eight of them were not seen again six years post-Ebola. These comprised four blackbacks and one young silverback of 13-14 years, one silverback of at least 18 years, and two subadults. Among the seven solitary individuals in the population six years post-Ebola, four were known individuals and three were immigrants (two silverbacks and one adult female). During the two years post-Ebola period, Diyo formed a non-breeding group with an immigrant subadult male (Seb). At the beginning of the six-year period post-Ebola, Diyo and Seb became again solitary, and Seb subsequently joined Bangwetou, forming another non-breeding group. Two solitary blackbacks became silverbacks during the post-Ebola period and remained solitary until the end of our study, when they were 14 and 18 years old.

Five males disappeared between two and six years post-Ebola. They would have been young silverbacks six years after the outbreak (14-16 years old). At the end of the study, among the seven mature males living in non-BG, at least four were more than 23 years old (one of them, Diyo, being at least 30 years old in 2010). One silverback had an estimated age of 18 years and the two remaining silverbacks were of unknown age.

To summarize

Although the size of the Lokoué population remained stable during the six years after the Ebola outbreak, the population structure was highly dynamic. After the outbreak, only two pre-Ebola BGs remained. However, the population post-Ebola shows signs of recovery, with the formation of six new breeding groups including mostly immigrant females (95 %, N = 20) and young silverbacks. In contrast, the percentage of immigrant males was lower (silverbacks: 41 %, N = 17; blackbacks: 43 %, N = 7). Only three adult females and 11 silverbacks or blackbacks known before Ebola were observed again two years post-Ebola. Seven of these males were observed again six years after the outbreak, but none of the adult females were seen during this period. Most post-Ebola groups were small and included a small number of juveniles and subadults. Blackbacks, in particular, were completely absent from the BGs post-Ebola. We noticed that the estimated age at which a male formed his first BG varied from 15 to 18 years. The reconstruction of BGs was associated with birth rates similar to those observed in the population before the Ebola outbreak. Between two and six years post-Ebola the composition of the population appeared particularly unstable. Among 25 adults (17 males and eight females) observed two years post-Ebola, 11 (nine males and two females) were observed again six years post-Ebola. Among 28 adults (13 males and 15 females) observed six years post-Ebola, 16 (four males and 12 females) had immigrated after the two-year period post-Ebola. Therefore, we

observed a change of 76 % in the adult population from two to six years after the Ebola outbreak. If we consider the whole known population (infants born after outbreak excluded) of 52 individuals, only 23 % were identical between the two periods. This led to a renewal of the population of about 59 % (N = 32) between two and six years post-Ebola.

II. 5) Discussion

Effects of an Ebola outbreak on a gorilla population

The present study shows that after an Ebola outbreak, the western lowland gorilla population of Lokoué slowly recovered the demographic structure of an unaffected population, as a result of migratory events, the formation of new BGs and the occurrence of new births.

Some of the changes in the structure of the Lokoué population after the outbreak were only observed temporarily, and had disappeared after six years. These short-term effects consisted of a decrease in the proportion of individuals living in groups, a decrease in the mean BG size, and a decrease in the mean number of adult females per BG. Six years post-Ebola these parameters did not differ anymore from those of other known western lowland gorilla populations, although the values remained slightly lower (proportion of individuals living in group: 82.5 % at Lokoué vs. 93.9 % at Mbeli (Parnell, 2002b) and 95.1 % at Maya (Magliocca, *et al.*, 1999); mean number of adult females in BGs: 2.8 at Lokoué vs. 3.5 at Mbeli (Breuer, *et al.*, 2010) and 4 at Maya (Magliocca, *et al.*, 1999)).

Other effects of the outbreak on the structure of the population persisted after six years. These long-term effects included the absence of large breeding groups with all classes of immature individuals. Before Ebola, groups of different ages existed, including nascent, mature, and senescent groups (definition *sensu* Parnell, 2002b). By contrast, after the outbreak, BGs were predominantly newly formed and no BGs displayed the classical structure of mature groups (*i.e.*, including all age classes, especially blackbacks). Breeding groups contained fewer adult females and offspring than before the outbreak. It may be another decade before large mature and senescent groups are encountered at Lokoué.

A second long-term impact is the reduced population size. After the Ebola outbreak, only 40⁶ different individuals were observed in 597 observation days, compared to a total number of 377 individuals observed in 380 days before the outbreak. The size of the Lokoué population remained stable six years after the outbreak. Two mechanisms could allow the Lokoué population to recover more rapidly: increased population growth (*via* increased birth rate and/or decreased mortality rate) and increased immigration. Compensatory changes in life-history traits can enable animal

⁶ Erratum : 62

populations to recover from perturbations and have rescued populations from the brink of extinction (Grenier, *et al.*, 2007). Demographic responses to a reduction in population size include increased reproductive rates, earlier onset of sexual maturity, increased survival of some population classes, or increased recruitment rates (Coulson, *et al.*, 2004). However, while compensatory responses to changes in population abundance and density are known for species with a long lifespan (Pistorius, *et al.*, 2001 ; Hadley, *et al.*, 2006), such responses to disease outbreaks remain largely unexplored (Loison, *et al.*, 1996 ; Mutze, *et al.*, 2002). So far we did not encounter compensatory responses in life-history traits in the Lokoué gorilla population after the Ebola outbreak. Instead, the instability of the Lokoué population in the post-Ebola period may have slowed down the growth of the population by inducing a reduction in the fecundity of females due to the repeated transfers of these females between groups (Stokes, *et al.*, 2003) (see also below). As opposed to other study on western lowland gorillas, we did not find evidence that group instability increases the infanticide risk (Stokes, *et al.*, 2003). More time is needed to investigate whether compensatory responses in life history traits exist or not.

For immigration to play a significant role, the Lokoué population would need to be able to attract dispersing individuals. Indeed, animals rely partly on social information for choosing breeding sites (Bijleveld, *et al.*, 2010 ; Mateo-Tomas et Olea, 2011). However, the Lokoué population has a low mating partner potential: all females are already included in nascent BGs with reproduction, the breeding potential of males is restrained to three silverbacks (four others are likely in their post reproductive period), and mature progeny is still lacking. Thus, the population might be limited to a first stage of slow internal growth, based on the maturation of BGs.

Another way for Lokoué to attract new units would be to present a superior ecological value compared to its surroundings. The forest area covered by the initial population is estimated at around 117 km², according to gorilla density before Ebola (3.22 gorillas/km² (Devos, *et al.*, 2008b)). A study based on nest count surveys within a 4 km radius around the Lokoué clearing showed a reduction of 82 % of gorilla density since 2004 (Devos, *et al.*, 2008b), which was consistent with our findings from the Lokoué clearing. This area is now well below its carrying capacity, which might limit the risk of intra-specific competition, and it includes an attractive clearing. However, a possible recolonization of this site would depend on the existence of a source population in the surrounding areas and on the mobility of its social units. Some observations lead us to suspect that Ebola affected the surrounding populations (see below). Thus immigration could be limited by the lack of a source population. Finally, the home range size of a unit of western lowland gorilla is relatively stable, due to its predominantly frugivorous diet (Bermejo, 2004 ; Cipolletta, 2004 ; Doran-Sheehy, *et al.*, 2004 ; Rogers, *et al.*, 2004). Social units are thus not expected to shift their home ranges to Lokoué.

Reasons for the observed demographic effects after Ebola outbreak: behavioral strategies

The surviving males had to choose between staying in a population where females were rare and herded in a small, easily guarded BG, or emigrating in search of breeding opportunities. It seems that individuals with no immediate reproductive potential (blackbacks, subadults) chose to leave the Lokoué population, while young silverbacks remained to form new BGs with immigrant females. Old silverbacks remained solitary in the population. While Breuer and collaborators (2009) proposed that adult silverback begins at 18 years of age (based on unpublished data that a male can acquire a female at the estimated age of 18 years at Mbeli), we observed at Lokoué that males can form their first BG from an age of 15 years. We do not know whether the discrepancy between the two studies resulted from the post-Ebola context at Lokoué or not. Nevertheless, these parameters of life-history should be taken into account in models of population dynamics and recovery capacity.

Adult females and immatures were subjected to a sudden destruction of their BG. This triggered them to rapidly seek the protection of a new silverback (Harcourt et Greenberg, 2001). In the short-term for female gorillas, protection seems to prevail over reproduction. Indeed, during Ebola, adult females formed BGs with three solitary silverbacks but only one gave birth before the groups disbanded. At least one of these silverbacks led BG previous to Ebola but had subsequently lost his status. He had a low head-crest size and poor musculature. Females seeking a new group are thought to avoid males with such morphological characteristics (Caillaud, et al., 2008). Aging males, likely excluded from reproduction, may show protection abilities towards adult females as they do towards immatures in non-breeding groups (Levréro, et al., 2006). The low reproduction within these BGs and the early departure of the females suggest that the females did not choose the three silverbacks by sexual selection. This stage observed during the post-Ebola period, favoring protection over reproduction, was also reported in unaffected populations (Stokes, et al., 2003). It is also similar to the dynamics of eastern gorillas observed after a demographic crash due to civil war (Yamagiwa, et al., 2009).

By joining silverbacks, females benefit from their immediate protection against predators and can subsequently take advantage of inter-unit encounters to choose a silverback better suited for breeding. Among the five females mentioned above, three changed silverbacks during the post-Ebola period. One of these migrations led rapidly to a birth and this new BG persisted. A latency period for the selection of the breeding silverbacks could explain the fact that most births occurred more than nine months after Ebola, as already observed in unaffected populations when a group disbands (Stokes, et al., 2003). Currently, four out of the five breeding silverbacks are 18 years old or younger. The presence in the population of young silverbacks that are high-quality candidates for

sexual selection might also play a role in the stability of BGs, as it ensures an available breeding potential for adult females and thus allows them to remain in the population in the long-term.

It is worth noting the observation of one female joining a BG with her infant (4 to 7 months old), and one pregnant female joining a BG where she gave birth. Both infants survived. In contrast with infanticidal behavior of mountain gorillas, our observations are consistent with those reported at Mbeli, where in four cases, dependant infants survived after mother/infant pairs transferred to new groups (Stokes, *et al.*, 2003 ; Yamagiwa, *et al.*, 2009). Although these authors also suspected two cases of infanticide occurring in this population, their results and the present study underline that in western lowland gorillas, infanticide is not systematic (Stokes, *et al.*, 2003). More generally, there are behavioral and demographic features, which were already reported in unaffected western lowland gorilla populations, that may favor the recovery of the Lokoué population. These are: the presence of a single silverback within breeding groups, the protective role of post-reproductive silverbacks for females and vulnerable infants, and a certain tolerance of silverbacks towards infants they have not sired (Stokes, *et al.*, 2003 ; Gatti, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006).

The context of the clearing, which potentially promotes immigration, could contribute to rapid changes in population structure. It remains to investigate if and to what extent this immigration could threaten the stability and the maturation of newly-formed breeding groups at Lokoué, slowing the recovery process. Further studies comparing the dynamics of the Lokoué population with that of other populations living in forests devoid of clearings are required to evaluate how important the clearing is to the recovery of the Lokoué population after the Ebola outbreak.

Ebola and gorilla conservation

Infectious diseases can cause population extinction, particularly if they are combined with other factors such as small population size (Creel, 1992 ; De Castro et Bolker, 2005). As mentioned above, we estimate that the Lokoué population covers an area of approximately 117 km². The impact of Ebola in the area beyond Lokoué is still not well understood. There are however some indications that Ebola might have affected the surrounding populations. For instance, the groups that immigrated to Lokoué after the outbreak were all nascent. Also, the Maya Nord population, located 52 km North West from Lokoué, had more than 400 individuals in 1996 (Magliocca, *et al.*, 1999) but only a few gorilla signs were detected in May and July 2004 (M. Douadi and DC, unpublished data). Recent nest count surveys were consistent with these observations, supporting a decrease in gorilla density in the northern part of the Park since 2005 (WCS, 2009). The fact that new individuals are immigrating indicates that Lokoué is not surrounded by areas entirely devoid of gorillas, therefore it is not a small isolated population. Without additional environmental catastrophes (the risk of a new

Ebola outbreak is now limited due to the low great ape density), it seems that we can expect the Lokoué population to recover. However, the extremely low gorilla density around Lokoué and the slow life history of this species will make this recovery process very slow. Demographic modeling studies will provide further information on the recovery potential of the Lokoué population.

In term of conservation, this study underlines that the preservation of large areas is critical. We cannot rely on protecting one population as it may be heavily impacted by stochastic dramatic event (*e.g.*, disease outbreaks in our case, fires or cyclones in other cases). We need instead to protect areas large enough to allow metapopulation dynamics to occur.

Indicator of outbreaks

On the basis of this study, some indicators can be developed to detect populations that have been affected by the Ebola virus but for which no previous data are available. The modifications to the Lokoué population structure in the post-Ebola period (decrease of the proportion of individuals living in groups, of the BG size and the number of adult females they include) are indications of a recent outbreak (approximately a few years). Owing to the minimum time of 11 years (age of blackback) for a BG to reach the mature BG status, the absence of large mature and senescent groups is an indication of a dramatic event further in the past. A small gorilla population size (one of the long-term consequences of the Ebola outbreak in our study) cannot be considered as an indicator of a past outbreak, as it could be explained by many other factors including ecological conditions.

Conclusion

On the basis of this study, we expect the Lokoué gorilla population to experience a first stage of slow growth, permitted by the maturation of current BGs. Sometime in the next few decades, a stage of exponential growth could be supported by the immigration of individuals attracted by the breeding potential of the population, which would in turn enhance the formation of new BGs. The same kind of two-step recovery scheme has been observed in a population of Venezuelan red howler *Alouatta seniculus* following habitat regeneration (Rudran et Fernandez-Duque, 2003). On the basis of the state of the Lokoué population six years after Ebola and the conditions of its recovery, we cannot expect the recovery to be less than the 75 years suggested by Walsh (2003) for populations dramatically affected by Ebola. This time of recovery seems even optimistic due to the small size of the population six years after Ebola, the length of the sexual maturation (more than ten years for adult females) and the age at first BG (15-18 years for males) in western gorilla. Nonetheless, if sociality has a cost in case of Ebola outbreaks in gorilla populations (Caillaud, *et al.*, 2006), it also favors the recovery of the populations. Affected groups can either entirely disappear or leave some

surviving but isolated adult females or immatures. The structure of the population spares solitary males, which are essential to protect surviving individuals and form new groups.

The importance of understanding the demographic consequences of Ebola, and thus the ability to recover, of an affected population of this long generation time and low birth-rate species, cannot be underestimated. Gabon and the Republic of the Congo harbor the world's largest studied gorilla populations. Along with urbanized zones, Ebola outbreaks are the major driver of the current distribution of great apes (Walsh, *et al.*, 2003). Given these two facts, understanding the effects of Ebola virus outbreaks that are widespread in both countries may be the only way to ensure this endangered species is protected for future generations.

Acknowledgments

We thank the team of the ECOFAC program (EU) for logistics assistance and permission to work in Odzala-Kokoua National Park: C. Aveling, B. Djoni-Djimbi, P. Ngouembe, J-M. Froment, P. Marshall, P. Montuir, P. Mortier, P. Rickmounie, T. Smith, J. de Winter. We are grateful to R. Andembo, J-B. Lepale, S. Ngouma, A. Lavandier, M. Douadi, C. Devos, M. Dewas, L. Bouquier, S. Navel, Q. Gautier, P. Motsch, G. LeFlohic, D-M. Paquet for their assistance with data collection in the field. We thank Pascaline Le Gouar for fruitful discussions and Angie Dazé for English edits. We owe special thanks and pay tribute to the late Annie Gautier-Hion for having initiated our long-term gorilla research program in Odzala-Kokoua National Park.

II. 6) Supplement material

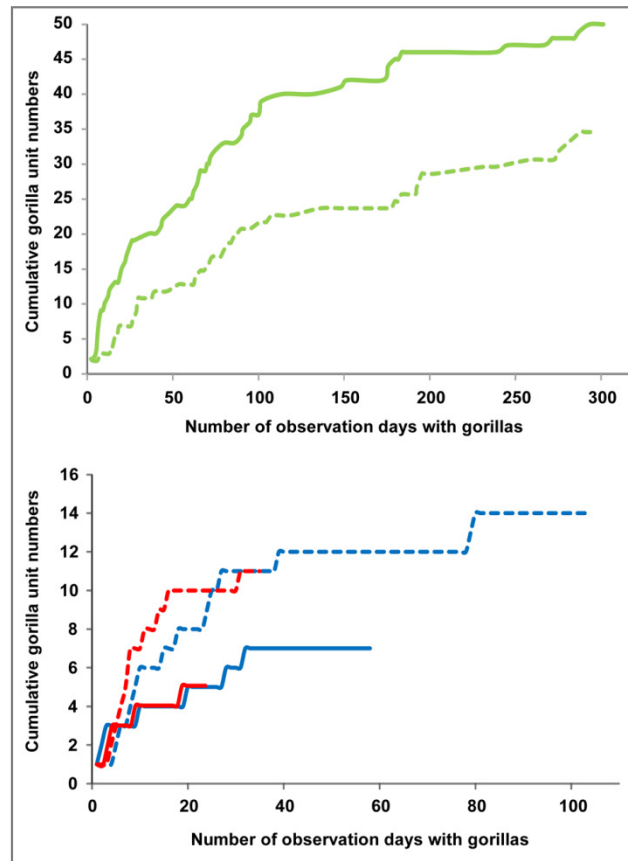


Figure S 1 - Cumulative number of gorilla units against the number of observation days with gorillas in the three study periods

Green line: Lokoué before Ebola; blue line: Lokoué 2 years after Ebola; red line: Lokoué 6 years after Ebola; solid line: groups; dashed line: solitary individuals. None of the curves reaches an asymptote due to the continuous immigration of new units.

CHAPITRE 3

-

Modélisation du devenir d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest, suite à une épidémie à virus Ebola

– Partie I –

Quel impact pour Ebola sur la dynamique sociale d'une population de gorilles : une analyse par modélisation multi-états



« Qui parle de vaincre ? Ce qui compte c'est de survivre. »

Rainer Maria Rilke

- CHAPITRE 3 -

MODELISATION DU DEVENIR D'UNE POPULATION DE GORILLES DE PLAINE DE L'OUEST, SUITE A UNE EPIDEMIE A VIRUS EBOLA

Ce chapitre comporte deux parties : dans la première partie, nous étudions les effets de l'épidémie à virus Ebola sur les paramètres démographiques et la dynamique sociale de la population de Lokoué. Pour cela, le potentiel reproductif, et les taux de survie et d'immigration des individus adultes sont estimés, ainsi que leurs taux de transition entre les différents statuts sociaux. Dans la seconde partie, grâce à l'estimation de ces traits d'histoire de vie, nous proposons une projection de la croissance de la population de Lokoué, suivant un modèle déterministe structuré en âge et en sexe. Les résultats obtenus nous permettent de préciser les capacités de récupération de la population de Lokoué suite à l'épidémie.

I - PARTIE I : QUEL IMPACT POUR EBOLA SUR LA DYNAMIQUE SOCIALE D'UNE POPULATION DE GORILLES : UNE ANALYSE PAR MODELISATION MULTI-ETATS

Nous présentons ici une synthèse en français, puis l'article soumis à la revue *Ecology Letters*.

I. 1) Synthèse

➤ Les maladies infectieuses émergentes induisent des changements rapides de l'environnement, et peuvent avoir des conséquences majeures sur la dynamique évolutive de la biodiversité (Altizer, *et al.*, 2003). Au-delà d'un effet démographique immédiat *via* un fort taux de mortalité, les maladies infectieuses peuvent avoir des effets à plus long-terme sur d'autres paramètres démographiques (faible taux de reproduction : Loison, *et al.*, 1996 ; structure d'âge de la population plus jeune : Lachish, *et al.*, 2009 ; dispersion biaisée en faveur des mâles : Lachish, *et al.*, 2011) et sur les relations interindividuelles (interactions mère-enfant et mâle-femelle altérées : Trillmich, 1993 ; « assortative mating » favorisé : Teacher, *et al.*, 2009). Des réponses compensatoires, telles qu'une reproduction plus précoce et un sex-ratio à la naissance en faveur des femelles (Lachish, *et al.*, 2009), ou un taux de recrutement élevé (Muths, *et al.*, 2011), peuvent aussi se mettre en place, prévenant l'extinction des populations. Certaines études mettent en avant

le rôle de la structure sociale sur la propagation (Gudelj et White, 2004 ; Nunn, *et al.*, 2008 ; Hamede, *et al.*, 2009) ou l'impact (Caillaud, *et al.*, 2006) de maladies infectieuses. Déjà observés dans des populations en déclin (Isbell, *et al.*, 1991 ; Pope, 1998 ; Parsons, *et al.*, 2009), des changements dans la dynamique sociale des populations affectées par une maladie pourraient aussi être détectés. Le gorille de plaine de l'Ouest (*Gorilla gorilla gorilla*) présente une structure sociale complexe qui peut être perturbée par la maladie. D. Caillaud *et al.* (2006) ont ainsi observé une inversion du sex-ratio de la population de Lokoué lors d'une épidémie à virus Ebola. Afin de mieux comprendre les changements engendrés par Ebola dans les traits d'histoire de vie de cette population, nous nous sommes intéressés aux profils à long-terme de ses taux de survie et d'immigration, ainsi que de sa dynamique sociale. Pour cela, nous avons utilisé des modèles de capture-recapture type multi-états, pour analyser les données d'observation des individus de cette population visitant la saline Lokoué avant, pendant, et après Ebola. À des fins de comparaisons, nous avons appliqué la même méthode pour la population visiteuse de la saline Romani, non affectée par le virus Ebola (Chapitre 4).

➤ Nous disposons respectivement de dix et de cinq années de suivi concernant les populations de Lokoué et de Romani (présentées en Chapitre 1, II-2 et II-3 ; détails des périodes d'étude et des méthodes d'observations en Chapitre 1-III et IV respectivement). Nous nous sommes focalisés sur les individus adultes, qui sont directement impliqués dans les processus liés à la reproduction, c'est à dire les femelles de plus de 10 ans ($n = 194$ à Lokoué, $n = 51$ à Romani) et les mâles de plus de 11 ans ($n = 139$ à Lokoué, $n = 71$ à Romani). Nous distinguons les mâles à dos noirs (de 11 à 14 ans ; $n = 45$ à Lokoué, $n = 44$ à Romani) des mâles à dos argentés (≥ 14 ans ; $n = 94$ à Lokoué, $n = 27$ à Romani) puisqu'ils représentent différents stades reproductifs.

Pour décrire les histoires de vie de chaque individu, nous avons considéré chaque occasion de capture sur un pas de temps de trois mois, ce qui nous permettait d'observer la majorité des individus de la population concernée et de relever la plupart de leur changement potentiel d'état. Les états définissaient différents statuts sociaux et reproducteurs. La Figure 1 les présente, ainsi que les transitions entre états que nous pouvions observer. Les taux de transition entre états et les taux de survie locale ont été estimés en utilisant une approche de capture-recapture multi-états (Brownie, *et al.*, 1993 ; Besbeas, *et al.*, 2003). En l'absence de suivi hors des salines, nous ne pouvions distinguer la mort d'un individu de son émigration ou de son absence de visite avant la fin de la période d'étude.

Pour chaque population, nous avons testé l'existence d'une variation du taux de survie en fonction du sexe et du statut social. Pour la population de Lokoué, nous avons aussi testé les effets immédiats, à court-, et long-terme d'Ebola sur le taux de survie. Les variations des taux de transition entre statuts sociaux selon le sexe et la période ont ensuite été testées pour les deux

populations. Les probabilités de capture étaient considérées variables avec le temps, afin de prendre en compte une variation des efforts d'échantillonnage. Les modèles ont été implémentés dans le programme E-SURGE v1.4.6 (Choquet, *et al.*, 2009), et comparés sur la base de leur QAICc (en anglais « Quasi-adjusted Akaike's Information Criterion corrected » ; Burnham et Anderson, 1998). Un coefficient de dispersion a été évalué à l'aide du logiciel MARK (White et Burnham, 1999) ($\hat{c} = 2,27$; $SE = 0,12$), et utilisé pour corriger la déviance des modèles. Les différences entre les estimés des populations de Lokoué et de Romani ont été testées *a posteriori* avec des tests Z.

Les taux d'immigration - *i.e.* taux d'apparition de nouveaux individus adultes dans la population - ont été estimés à l'aide du modèle de Pradel (« reverse-time model » ; Pradel, 1996) dans MARK. Le paramétrage de ce modèle ne permettant pas le format multi-états des données, nous avons défini cinq groupes : les femelles adultes, les mâles qui ont été initialement observés dans un groupe (groupes reproducteurs (GR) ou non-reproducteurs (GNR)) et les mâles (dos noirs séparément des dos argentés) qui ont été initialement observés solitaires. Contraignant les survies apparentes et les probabilités de capture telles que définies par le meilleur modèle obtenu auparavant pour chaque population, nous avons testé si les taux d'immigration différaient en fonction des groupes et du temps. Lorsque plusieurs modèles étaient plausibles ($\Delta QAICc < 2$), nous estimions les paramètres par une moyenne pondérée sur l'ensemble des modèles retenus (White, *et al.*, 2001 ; en anglais « the model averaging procedure »).

➤ Corroborant les résultats obtenus par D. Caillaud *et al.* (2006), nous mettons en évidence un effet immédiat (*i.e.* en cours d'épidémie) d'Ebola sur la survie locale des adultes de la population de Lokoué ; particulièrement sur les individus vivant en groupe dont la survie est plus faible ($0,51 \pm 0,04$) que pour les individus solitaires ($0,76 \pm 0,07$). Ebola a aussi eu les effets immédiats suivant sur la dynamique sociale des adultes de la population : des transferts croissants des deux sexes vers les GNR, une probabilité augmentée pour les dos argentés de perdre leur GR et pour les femelles de transférer entre GR, une réduction du taux de formation de nouveaux GR. Ces résultats soulignent l'impact de l'épidémie sur le potentiel reproducteur des deux sexes. Enfin, durant l'épidémie, l'immigration de l'ensemble des catégories d'individus a significativement diminué. L'ensemble de ces résultats confirme l'impact délétère qu'a eu Ebola sur la population. Durant l'épidémie, nous détectons par ailleurs un déclin de la cohésion sociale à travers une probabilité augmentée pour les mâles de devenir solitaires, et pour les femelles de transférer entre les groupes. Ce résultat confirme ce que nous avons pu détecter en détaillant la dynamique de la population (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012). Une instabilité sociale a déjà été observée dans d'autres populations de mammifères en déclin (Branch, *et al.*, 1993 ; Pope, 1998 ; Parsons, *et al.*, 2009). Du fait de cette instabilité, combinée à l'impact ciblé d'Ebola sur les individus vivant en

groupes, la population de Lokoué a montré une modification de sa structure sociale deux ans après l'épidémie (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)). Cependant, l'augmentation des taux de transferts des deux sexes vers les GNR pendant Ebola pourrait être interprétée comme la recherche de protection dans la socialité ([Harcourt et Greenberg, 2001](#) ; [Stokes, et al., 2003](#) ; [Levréro, et al., 2006](#)).

➤ Les taux de survie après Ebola redeviennent similaires à ceux de populations non affectées (Lokoué pré-Ebola, $0,927 \pm 0,007$; Romani $0,930 \pm 0,009$). Six ans après l'épidémie, la plupart des taux de dynamique sociale, y compris l'accès au statut reproducteur, étaient revenus aux niveaux pré-Ebola et étaient semblables à ceux de la population de Romani. Ces résultats sont en accord avec le retour à une structure de population comparable à celle pré-épidémie (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)), et révèlent l'importance de la flexibilité sociale comme une réponse adaptative aux changements rapides de l'environnement ([Schradin, et al., 2012](#)). L'augmentation deux ans après Ebola des taux de formation de GR et d'immigration d'individus vivant en GR ont contribué à cette récupération. La structure sociale du gorille, qui préserve les dos argentés solitaires en cas d'épidémie, permet aux femelles survivantes de reformer rapidement des GR avec eux. L'influence positive de l'immigration met aussi en avant le rôle des populations voisines dans la récupération des populations affectées. Contrairement à d'autres études ([Jones, et al., 2008b](#) ; [Muths, et al., 2011](#)) et conformément à ce que suggéraient nos premières conclusions (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)), nous ne mettons pas en évidence de réponses compensatoires ou de changements dans les traits d'histoire de vie en réponse à l'épidémie à virus Ebola.

➤ Malgré un rétablissement rapide des paramètres démographiques et de la dynamique sociale, la taille de la population restait basse (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)). Cette stagnation de la taille de la population pourrait en partie s'expliquer par la dynamique des mâles non reproducteurs. En effet, leur immigration restait plus faible après Ebola qu'avant, suggérant que la qualité de l'habitat ne suffisait pas à attirer cette classe d'individus. Ceci pouvait s'expliquer par le faible nombre de femelles potentiellement ou prochainement reproductrices (*i.e.* adultes non accompagnées d'enfant non sevré, ou subadulte) présentes dans la population de Lokoué en période post-Ebola (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)). Une plus grande disponibilité de ces femelles serait vraisemblablement retardée du fait de la longue maturation des gorilles. Dans le long terme, un taux d'immigration trop faible de mâles adultes solitaires pourrait compromettre la récupération de la population, puisque la formation de nouveaux GR repose sur la disponibilité en dos argentés solitaires ([Parnell, 2002b](#) ; [Stokes, et al., 2003](#)).

➤ Cette étude est la première estimant des taux de dynamique sociale de populations de gorille de plaine de l'Ouest, ainsi que leur variation suite à un crash démographique. Des études semblables dans d'autres populations de gorilles, saines et de densité variées, ou affectées, nous

permettraient de détailler l'influence de la chute de densité et de la modification de la structure de la population dans la mise en place d'une flexibilité sociale. Montrant que la maladie peut affecter le potentiel reproducteur, l'immigration, et la dynamique sociale, cette étude souligne aussi le besoin de développer des modèles démographiques de viabilité des populations intégrant les différents impacts d'une maladie.

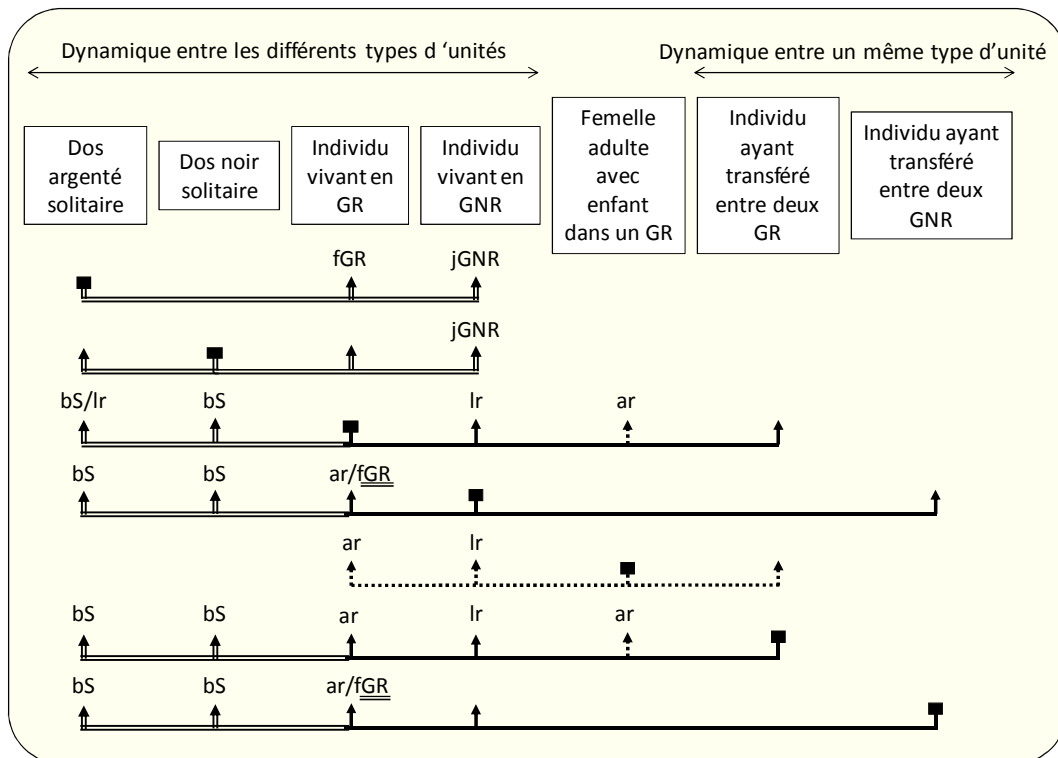


Figure 1 – Les sept états différents dans lesquels un individu pouvait être et les différentes transitions que nous pouvions observer.

Pour chaque état, le carré indique l'état au temps t , et la flèche indique les potentiels états au temps $t+1$. Quelques transitions ne pouvaient être observées que pour les mâles (ligne double) ou que pour les femelles (pointillés). Nous ne considérons pas que les dos noirs transférant dans un GR accèdent à la reproduction, puisqu'ils ne sont pas encore matures sexuellement. Pour les femmes adultes, la transition vers le statut solitaire a été considéré irréaliste. GR : groupe reproducteur ; GNR : groupe non reproducteur ; fGR : formation d'un groupe reproducteur ; jGNR : rejoint (ou est rejoint pour former) un groupe non reproducteur ; bS : devient solitaire ; lr : perte du statut reproducteur ; ar : accès au statut reproducteur.

I. 2) Article soumis : How Ebola impacts social dynamics in gorillas: a multistate modeling approach

Céline Genton¹, Amandine Pierre¹, Romane Cristescu^{1,2}, Sylvain Gatti¹, Florence Lévréro³, Jean-Sébastien Pierre⁴, Nelly Ménard¹, Pascaline Le Gouar¹

1: UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, Biological Station of Paimpont, 35380 Paimpont, France

2: School of Biological, Earth and Environmental Sciences, University of New South Wales, Kensington, NSW 2052, Australia

3: Université de Saint-Etienne, Equipe Neuro-Ethologie Sensorielle, ENES/CNPS CNRS UMR, 8195, Saint-Etienne, France and UMR 8195, Centre National de la Recherche Scientifique, Centre de Neurosciences Paris-Sud, France.

4: UMR 6553, ECOBIO: Ecosystems, Biodiversity, Evolution, CNRS/University of Rennes 1, 263 avenue du Gal Leclerc, 35042 Rennes, France.

Statement of authorship: NM, PLG, JSP, CG designed the study. CG, RC, SG, FL collected and prepared the data. NM was co-ordinator of the project and supervised the collection of data since the start of the monitoring. PLG provided the methods, performed the modelling and analysing work, with input from AP. CG and PLG wrote the paper with substantial contribution from all co-authors to revisions.

Keywords: emerging infectious disease, *Gorilla gorilla gorilla*, capture-recapture, sociality, demographic crash, recovery

I.2. a) Abstract

Emerging infectious diseases induce rapid changes in the environment, threatening population persistence. Impacts of disease-induced socio-ecological shifts on social dynamics have been poorly investigated. Based on a ten-year observation data set in a gorilla population, we evaluated the effects of Ebola on adult survival and immigration, reproductive potential, and primarily on social dynamics. During Ebola, all demographic parameters decreased. Social dynamics showed increasing transfers between social units for both males and females. Six years after the outbreak, demographic and most of social dynamic parameters returned to their initial rates

suggesting a role of social flexibility in response to disruption. The formation of breeding groups and the immigration of individuals living in breeding groups increased just after Ebola, indicating that the environmental conditions are still attractive for breeders. However, recovery of the population could be delayed because of a low immigration of unmated males impeded by the lack of availability of mature females.

I.2. b) Introduction

In the context of global changes, understanding how disturbances affect dynamics of populations is a crucial challenge for evolutionary and conservation biology. Several studies suggest that among disturbances, infectious diseases in wildlife populations are emerging at an unusually high rate in relation to changes in climate, human activities and global land use (Harvell, *et al.*, 1999 ; Epstein, 2001 ; Harvell, *et al.*, 2002). Moreover, these emerging infectious diseases are now considered as an additional critical threat for both human health and biodiversity conservation (Daszak, *et al.*, 2001 ; Jones, *et al.*, 2008a ; Smith, *et al.*, 2009). Indeed, emerging infectious diseases potentially influence both genetic (Lachish, *et al.*, 2011) and demographic (Jones, *et al.*, 2008b) dynamics of populations, which may have major consequences on evolutionary dynamics of biodiversity (Altizer, *et al.*, 2003). Empirical evidence of immediate and long-term disease consequences on population dynamics is sparse. Indeed, such evidence necessitates long-term monitoring of populations before, during and after the outbreak or comparison between affected and unaffected populations.

Immediate demographic effect of infectious diseases can be a large decrease in population size due to high mortality, which increases population extinction probability (De Castro et Bolker, 2005). Non-random mortality, *e.g.* if disease affects age classes or sexes differently, can lead to demographic disruptions that could impede the chance of recovery of the population. Disease disturbance could also have mid to long-term effects on other demographic parameters like recruitment or dispersal. For instance, the emerging Devil Facial Tumour Disease has led to rapid changes in life-history traits in the Tasmanian devils (*Sarcophilus harrisii*), like changes in reproduction rate or in female dispersal pattern (Jones, *et al.*, 2008b ; Lachish, *et al.*, 2011). Behavioural changes linked to disease outbreaks have also been discovered, for instance in wild infected populations of common frogs (*Rana temporaria*) in which assortative mating increased after ranavirus outbreak (Teacher, *et al.*, 2009) or in wild pinniped populations in which mother-young and females-males interactions were altered by phocine distemper virus disease (Trillmich, 1993).

Nevertheless, reduction in population size due to disease may induce density dependent compensatory demographic mechanisms that may prevent population extinction. In Tasmanian devil

populations, early reproduction increased with higher adult mortality caused by the emerging Devil Facial Tumour Disease (McCallum, *et al.*, 2009). In boreal toads (*Anaxyrus boreas*), recruitment rates in an affected population were almost double the non-affected population (Muths, *et al.*, 2011). In addition, after an outbreak, local intraspecific competition is weakened and survivors may be redistributed among available habitats (Pauli, *et al.*, 2006). Habitat could also be recolonized by immigrants resulting in a positive impact on demography.

Studies of emerging infectious disease in socially structured populations mostly focused on the impact of structuration in groups on disease spread among population (Gudelj *et al.*, 2004 ; Nunn, *et al.*, 2008). In case of non-vector born disease, social structure also induced non-random mortality within population because individuals living in groups faced more infection risk than solitary individuals (Caillaud, *et al.*, 2006). Conversely, variations in social and environmental conditions can cause modifications in group patterns (Chapman, *et al.*, 1995). Changes in social dynamics have been previously reported in several declining populations. For instance, decline in population was associated with increasing male and female transfers between groups (red howler monkey, *Alouatta seniculus*, Pope, 1998), increasing group fusion rate (vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*, Isbell, *et al.*, 1991), and declining social cohesion (killer whales, *Orcinus orca*, Parsons, *et al.*, 2009). Therefore, diseases could also induce changes in social dynamics, which can then have consequences on individual fitness. However, many questions remain regarding the impacts of diseases on social dynamics of populations and the role of social structure in compensatory demographic mechanisms.

Here, we investigated the impact of Ebola, an emerging infectious disease in Africa, on demographic parameters (apparent survival and immigration), reproductive potential, and social dynamics of Western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) populations in the Republic of Congo. Among emerging diseases, the Ebola virus received attention from human health and conservation biology scientists because of the high mortality rate (from 50 to 90 %) it induced in humans and nonhuman primates (Formenty, *et al.*, 1999 ; Walsh, *et al.*, 2003 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Bermejo, *et al.*, 2006). Outbreaks have been identified yearly from 2001 to 2005 in the Republic of the Congo with thousands of fatalities for non-human primates such as Western lowland gorilla (Walsh, *et al.*, 2003 ; Bermejo, *et al.*, 2006). Western lowland gorilla populations have a complex social structure that could be disturbed by disease. The populations are structured into breeding groups with one reproductive male and several females, non-breeding groups and solitary males (Gatti, *et al.*, 2004 ; Robbins, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006). Social dynamics within the population is defined by transfers of individuals between groups or transitions between group and solitary status. In this species, both sexes leave their natal group (Stokes, *et al.*, 2003). Transfers between groups are

conditioned by age, reproductive status of individuals, and group disbanding (Robbins, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006). Caillaud *et al.* (2006) showed that, during Ebola outbreak, survival of gorillas living in groups was much lower than survival of solitary individuals which induced a reversed adult sex ratio at least on the short-term after outbreak. Analyses of long-term pattern after outbreak in survival and immigration (*i.e.* rate of apparition of new individuals in the population) rates, as well as social dynamics, have to be performed to better understand the changes in life history traits due to Ebola.

We used monitoring data from one affected population before, during and after outbreak, and one unaffected population of Western lowland gorillas, along with advances in capture-recapture multi-states modelling, to assess (i) how Ebola affected adult local survival and immigration, and (ii) how Ebola induced changes in social dynamics both immediately and after the outbreak. We focused on the adult part of the population since they determined reproductive output of the population. We expected lower survival rate for gorillas living in groups than for solitary individuals during the outbreak as in Caillaud, *et al.*, 2006. Assuming that the outbreak did not induce long-term effect on fitness, we expected similar survival rates before and after the outbreak and compared to the unaffected population, and no difference between groups and solitary individuals. Concerning the social dynamics and immigration in the affected population, we hypothesized (i) before outbreak, similar immigration and social dynamics than in the unaffected population, (ii) during the outbreak, an increase in transfer rates from group living to solitary status for male and from breeding group to non-breeding group for females, and a decrease in immigration rates, and (iii) after outbreak, an increase of group formation rate along with an increase in immigration rate for both males and females after the outbreak, characterizing the compensatory demographic mechanisms that could facilitate population recovery. Analyses of demographic parameters and social dynamics in the post-epidemic population in comparison with the ones in the pre-epidemic population and in unaffected population will give insight on the chance of recovery of the population.

I.2. c) Materials and methods

Population monitoring

Data were collected from two populations (Lokoué and Romani) located in the Odzala-Kokoua National Park (Republic of Congo), which spreads over 13,200 km² and shelters one of the biggest populations of gorillas (20,000 gorillas, Gross, 2005). The two populations are about 20km apart from each other and are separated by the large Mambili river. Both populations are monitored from a platform placed at the edge of a swampy clearing. These swampy clearings are very attractive

for gorillas that come to feed on herbaceous vegetation, rich in mineral contents (Magliocca et Gautier-Hion, 2002). Individuals have been identified according to face shape, body shape and pelage coloration criteria, which were determined using powerful spotting scopes, binoculars and a video camera (Gatti, *et al.*, 2004 ; Levréro, *et al.*, 2006 ; Genton, *et al.*, 2012). Gorilla presence on the clearings has been monitored from first encounter (2001 in Lokoué, 2005 in Romani) to 2010 with varying observation effort (Table I). In Lokoué, an Ebola outbreak occurred in 2003-2004 inducing a high mortality rate (95 %, Caillaud, *et al.*, 2006). Romani population structure was similar to unaffected populations and thus was assumed to have been preserved from Ebola outbreaks (C. Genton, personal communication).

Table I - Observation effort of Western lowland gorilla in Lokoué and Romani (Odzala-Kokoua National Park, Republic of Congo) and period used in survival models to test immediate, short and long-term effects of Ebola on parameters in Lokoué.

Population	Period		Observation effort		Model period*			
	Code	Time	Number of days	Number of hours	Per1	Per2	Per3	Per4
Lokoué	Before Ebola	04-2001 to 09-2002	380	3668	A	A	A	A
	During Ebola	12-2003 to 11-2004	238	2042	B	B	B	B
	Short-term after Ebola	12-2004 to 05-2006	344	3110	A	C	C	C
	Long-term after Ebola	06-2008 to 04-2010	253	2145	A	C	D	A
Romani	R1	02-2005 to 05-2006	287	2088	-	-	-	-
	R2	06-2008 to 04-2010	307	2767	-	-	-	-

*: Periods with the same letters are considered having the same value of parameters.

Individual histories

Each individual visiting the clearing was identified, as well as the type of social status (see below) to whom the individual belonged. Sex and age classification followed external and behavioural criteria previously described (see Gatti, *et al.*, 2004 for details), in addition with age adjustments according to a recent study based on the physical maturation of individuals of known age (Breuer, *et al.*, 2009): infants (≤ 4 -year old), juveniles (4 to 7.5-year old), subadults (7.5- to 10-year old for females, 7.5- to 11-year old for males), adult females (≥ 10 -year old), adult males (young non-breeding adult males or “blackbacks”: 11 to 14-year old; mature males or “silverbacks”: ≥ 14 -year

old). As defined by C. Genton *et al.* (2012), the term “immature” refers to females and males up to 10 and 11 year old respectively. Western lowland gorillas live in socially structured population. They can live in breeding groups formed by one silverback, several adult females (3-4 on average), and their offspring (Magliocca, *et al.*, 1999 ; Parnell, 2002b ; Gatti, *et al.*, 2004); or in non-breeding groups constituted mostly of immatures of both sexes and blackbacks that left their natal group (Levréro, *et al.*, 2006). Sometimes a silverback or an adult female joins a non-breeding group. New breeding groups are formed when an adult female joins a solitary silverback (Robbins, *et al.*, 2004). Some males, predominantly silverbacks and blackbacks, also live solitary whereas females are considered not living alone, suggesting that they only moved between social groups (Stokes, *et al.*, 2003).

Although immatures could be identified they were rarely sexed before reaching maturity. In this study, we thus focused only on adult individuals, *i.e.* females older than 10 year old ($n = 194$ in Lokoué, $n = 51$ in Romani) and males older than 11 year old ($n = 139$ in Lokoué, $n = 71$ in Romani). We distinguished blackbacks ($n = 45$ in Lokoué, $n = 44$ in Romani) from silverbacks ($n = 94$ in Lokoué, $n = 27$ in Romani) since they represent different reproductive stages.

To describe the individual life history, we considered a time lag of three months between two occasions of capture. Three months allowed us to observe the majority of the individuals of the population of concern and to point out most of the potential changes of state. If an individual was observed in different states during the three months, we assigned it the state in which it was during the longer time. Figure 1 presents the different states considered in this study and the different transitions that we could observe.

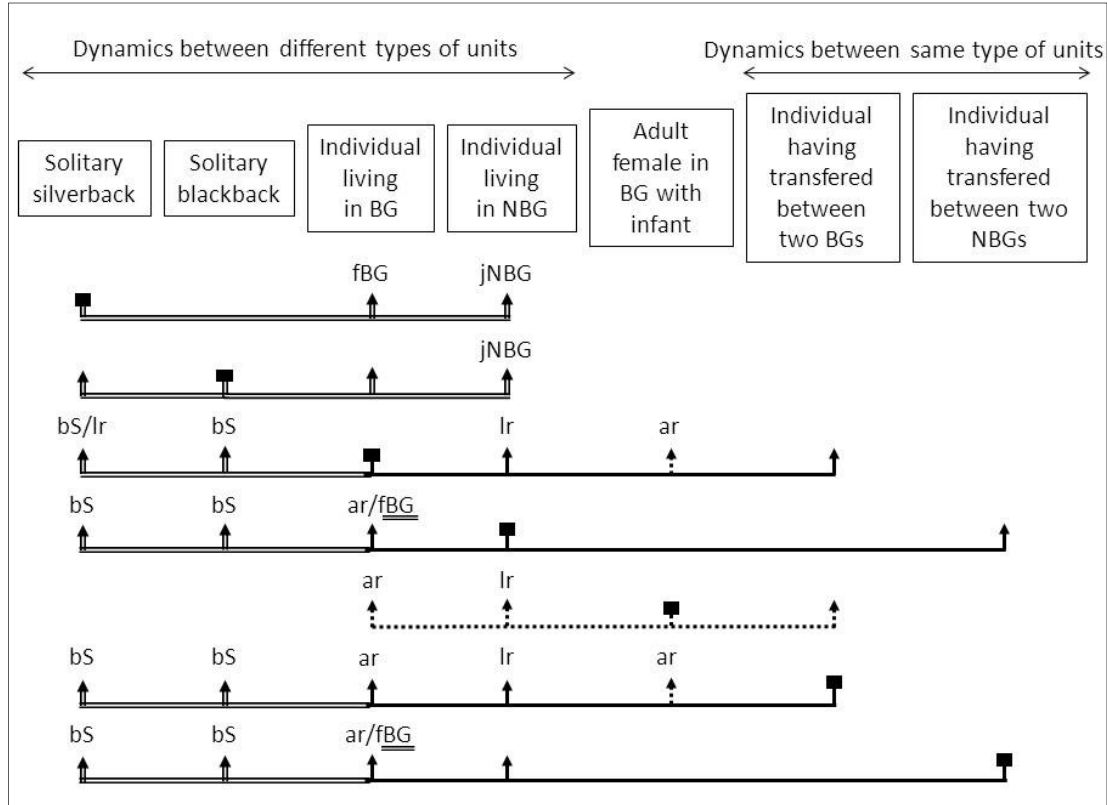


Figure 1 - The seven different states in which individual could be and the different possible transitions.

For each state, a black square indicates the state at time t , and arrows indicate potential states at time $t+1$. Some transitions could be observed only for males (double line) or for females (dotted line). Blackbacks transferring into a breeding group (BG) are not considered to access to reproduction as they are not still sexually matures. For adult female, transition to solitary status has been considered unrealistic (according to all available observations on the two sites, only one female have been seen alone once in 2008). NBG: non-breeding group, fBG: formation of breeding group, jNBG: joining (or to be joined to form) a non-breeding group, bS: becoming solitary, lr: loss of reproductive status, ar: access to reproductive status.

Study of adult local survival and social dynamics: multi-state modelling

Rates of transition between social status and apparent survival rate were estimated using a multi-state capture-recapture approach (Brownie, *et al.*, 1993 ; Besbeas, *et al.*, 2003) for which we defined the social status in which an individual is encountered as in Figure 1. These multi-state capture-recapture models allow to separately estimate the encounter probability P_t^A (the probability that an individual is encountered with social status A at time t given that it is alive with social status A at time t), the apparent survival Φ_t^A (the probability that an individual alive with social status A at time t is still alive at time $t+1$) and transition between social status, *i.e.* transfers Ψ_t^{AB} (the probability that an individual changes its social status from A at time t to B at time $t+1$, given that it survived from t to shortly before $t+1$ (Besbeas, *et al.*, 2003). We used only live recaptures within each

population. No recoveries of identified dead gorillas or observation out of the populations were available. We thus could not distinguish emigration from mortality in the estimation of apparent survival. Transition between social status and survival were considered as two successive steps in transition matrices, and transition rates between social statuses were estimated prior to survival.

First, several models testing variation of survival rates depending on sex and social status were run for both populations. In Lokoué, we additionally defined time periods according to the Ebola outbreak in order to test immediate, short-term and long-term effects of disease on survival (Table I): (per1) testing immediate effect only; (per2) testing both immediate and post-epidemic effects; (per3) testing immediate, short and long-term effects; (per4) testing both immediate and short-term effects. In all, 32 models were tested for Lokoué and 6 models for Romani (see details in Table S1).

After selecting the best model for survival variation, differences in transition rates between social status among sexes and time periods were then tested for both populations. Unrealistic transitions for each sex were constrained to 0 (Figure 1). In Lokoué, we were particularly interested in variation of transition rate between social statuses with high biological interest like transfers of females between groups, transfers from group to solitary for males, rate of group formation depending on time periods (defined according to Ebola outbreak as for survival, 65 models tested). In Romani, we tested if transition rates varied with time (5 models tested). For all models, probabilities of capture were considered time-depend to handle variation in observation effort and constrained to 0 when no observers was present on the clearing.

Model fitting and selection were performed using the program E-SURGE v1.4.6 (Choquet, et al., 2009) using a generalized logit-link function. We used Quasi-adjusted Akaike's Information Criterion corrected (QAICc), to compare models (Burnham et Anderson, 1998). Models with smaller QAICc values were selected and two models were deemed to be equivalent when they differed by less than two QAICc units. Comparison between estimates for Lokoué and Romani were performed *a posteriori* with Z-tests using Bonferonni corrections in cases of multiple comparisons.

An overdispersion coefficient was examined by using the Median \hat{c} approach proposed in program MARK (White et Burnham, 1999). We used data from unaffected population to estimate the overdispersion coefficient because the differential survival between individuals living in groups and those living solitary during Ebola may induce irrelevant estimate. The overdispersion coefficient, \hat{c} , estimated for the full model was 2.27 (SE = 0.12), and this value was then used to scale the deviance of all models.

Study of the immigration of new adults in the population: Pradel modeling

In order to estimate immigration (*i.e.* the rate of apparition of new adults in the population), we used the reverse-time model of Pradel (Pradel, 1996) in program MARK (White et Burnham, 1999). Pradel model permits the estimation of a recruitment rate (f) along with apparent survival and capture probability. Recruitment is usually used to define the per capita number of individuals added to the reproductive population, through reproduction or immigration, at each time step. Since we only considered individuals observed the first time as potentially reproductive adult, we could not estimate recruitment due to within population reproduction and survival of individuals until reproductive age. In our case, the recruitment parameter estimated by the Pradel model could be considered as the per capita number of new adults identified in the population at each time step, *i.e.* local adult immigration rate.

Pradel model parameterization does not allow multi-state format of the data, we thus defined five groups: the adult females, the males that were initially observed in a group (breeding or non-breeding groups), and the males (blackbacks separately of silverbacks) that were initially observed solitary. Constraining structure for apparent survival and capture probabilities as the best selected multi-state models for each population, we tested if local adult immigration rate differed among groups and time for both populations. In Lokoué, we particularly tested immediate, short-term and long-term effect of Ebola on immigration rates for each group. In all, 41 models were tested for Lokoué and 12 models for Romani (see details in Table S2). When several models were plausible ($\Delta\text{QAICc} < 2$), we estimated the parameter using the model averaging procedure (White, et al., 2001).

I.2. d) Results*Local adult survival*

As expected, in Lokoué, the best survival model selected assumed that local adult survival rate was significantly higher for solitary individuals (0.76 ± 0.07) than for individuals living in groups (0.51 ± 0.04) during Ebola only (Figure S1, Table S1.a). In Romani, the best model considered no difference between sex groups or social statuses (0.930 ± 0.009 , Table S1.b). Local adult survival rate in Lokoué after Ebola was similar to the one before Ebola (0.927 ± 0.007 , comparison between L-S22 and L-S23 models, $\Delta\text{QAICc} = 16$, Table S1.a) and to the adult local survival rate in Romani (Z-test, $Z = 0.36$, $p = 0.37$, Figure S1).

Social dynamics

In Romani, for each sex group, the best model selected assumed no time effect on social dynamics during the whole period (all $\Delta QAI Cc > 2$; [Table S1.b](#)).

In Lokoué, Ebola had two significant immediate effects on adult social dynamics ([Table 2](#)): during Ebola, the probability for females to transfer from breeding to non-breeding group increased; and the probability for solitary to join (or to be joined to form) a non-breeding group increased, mainly for blackbacks ([Table 3](#)). The probabilities for silverbacks to join (or to be joined to form) a non-breeding group in periods without Ebola in Lokoué was similar to the one estimated in Romani. For blackbacks, this probability was significantly lower in Lokoué than in Romani ([Table 3](#)).

Immediate effect of Ebola was also detected marginally for the probability to lose reproductive status for silverbacks, and for the probability of transfer from breeding groups to non-breeding groups for female ([Table 2](#)). The probability for silverbacks to lose reproductive status and the probability for females to transfer between breeding groups in Lokoué slightly increased during Ebola. Both probabilities during periods without Ebola in Lokoué were similar to the ones estimated in Romani ([Table 3](#)).

The model assuming immediate and short-term effect of Ebola on the probability to form new breeding group was marginally selected ($\Delta QAI Cc < 2$, [Table 2](#)): this probability dropped during Ebola, increased on the short-term after Ebola and then returned to the level before Ebola ([Figure 2.a](#), [Table 3](#)). The probability to form new breeding groups in Lokoué before Ebola was not different from the one in Romani ([Table 3](#)).

Only two models including post-epidemic effects of Ebola were selected ([Table 2](#)). These models assumed that the transition of males from group living to solitary status increased significantly during Ebola and after Ebola ([Figure 2.b](#), [Table 2](#)). This was mainly explained by the only significant effect in the short-term after Ebola for blackbacks ([Table 2](#)). The probability to become solitary in Lokoué for silverbacks was similar for all periods ([Table 2](#)) and to the one estimated in Romani ([Table 3](#)). The probability to become solitary in Lokoué for blackbacks was significantly higher than the one in Romani only during Ebola and in the short-term after (Z-test, $Z = 3.1$, $p = 0.003$).

All other transition rates between social statuses were considered constant during the whole periods in Lokoué ([Table 2](#)). They were not significantly different from the ones estimated in Romani, except the probability to transfer between non-breeding groups for blackbacks that was significantly higher in Lokoué than in Romani ([Table 3](#)).

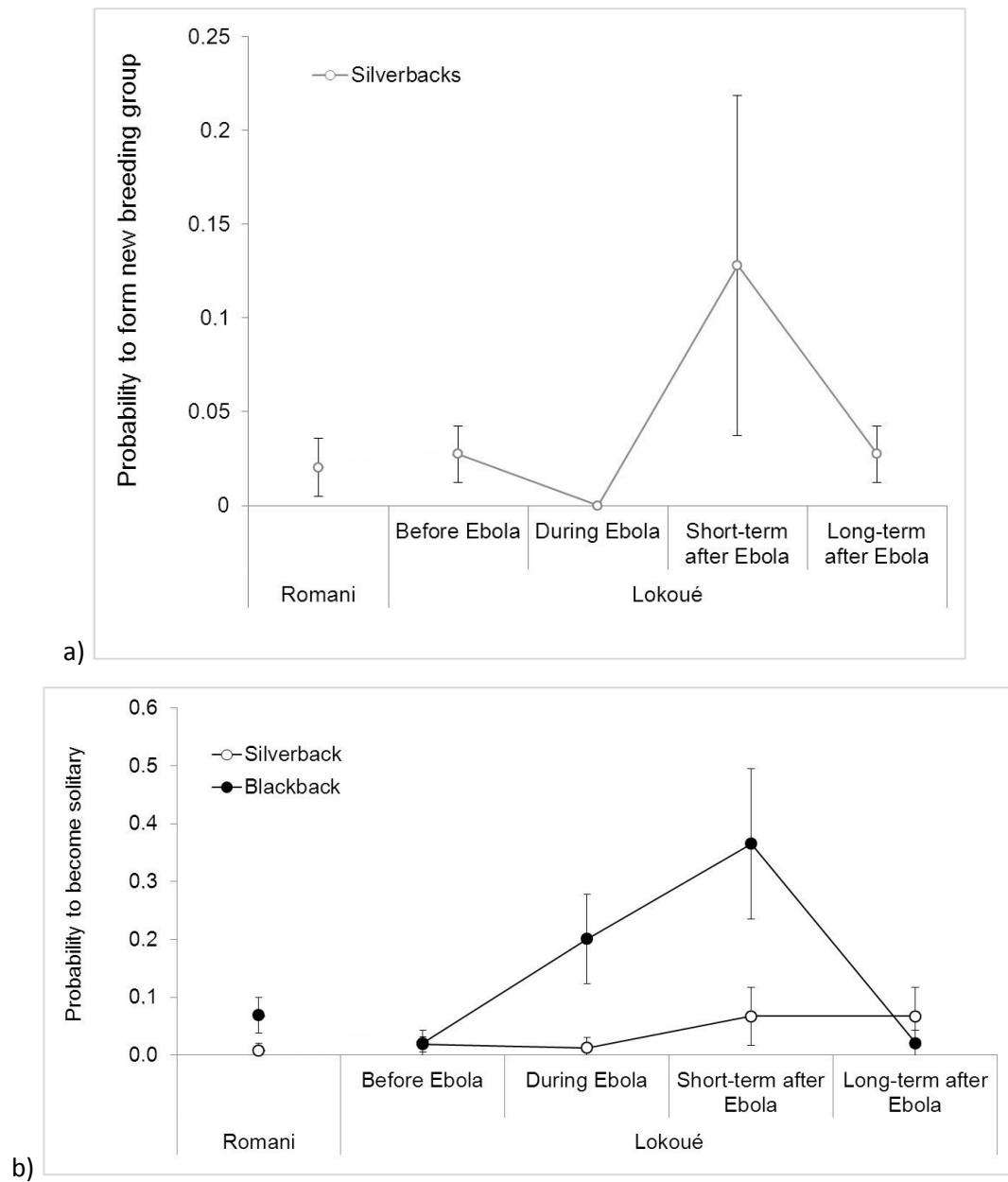


Figure 2 - Probabilities to form new breeding group (a) and probabilities to become solitary (\pm SE) (b) for Western lowland gorilla blackbacks (filled circle) and silverbacks (open circles) in Romani and Lokoué, according to Ebola periods.

Table II - Modelling adult social dynamics in Lokoué

k: number of parameters, Dev.: deviance. In bold the best selected model, in italics and shaded green, the marginal models for which $\Delta\text{QAICc} < 2$.

Type of social dynamics	Type of individuals	Constant			Immediate effect only (per1)			Immediate and post-epidemic effects (per2)			Immediate, short-term and long-term effects (per3)			Immediate and short-term effects only (per4)		
		k	Dev.	QAICc	k	Dev.	QAICc	k	Dev.	QAICc	k	Dev.	QAICc	k	Dev.	QAICc
Becoming solitary - bS ^(*)	All males	52	3715	1745.3	54	3704	1744.9	56	3687	1741.7	58	3687	1745.9	56	3697	1746.1
Becoming solitary - bS / Ir ^(*)	Silverbacks	53	3753	1764.0	55	3750	1767.4	57	3745	1769.4	59	3745	1773.7	57	3753	1773.1
Becoming solitary - bS ^(*)	Blackbacks	70	3269	1588.7	<i>71</i>	<i>3258</i>	<i>1586.1</i>	72	3261	1589.6	73	3257	1590.1	72	3251	1585.3
Formation of breeding group - fBG ^(*)	Silverbacks	77	3138	1547.1	<i>78</i>	<i>3137</i>	<i>1548.6</i>	79	3135	1549.9	80	3132	1550.9	<i>79</i>	<i>3132</i>	<i>1548.5</i>
Access to reproductive status - ar ^(*)	Females	82	3129	1554.2	84	3125	1557.3	86	3124	1561.5	88	3122	1564.9	86	3222	1604.3
Transfer from breeding to non breeding group - Ir ^(*)	Females	<i>83</i>	<i>3129</i>	<i>1556.8</i>	84	3123	1556.4	85	3126	1559.9	87	3209	1600.9	85	3127	1560.5
Loss of reproductive status - Ir ^(*)	Silverbacks	74	3310	1615.8	<i>75</i>	<i>3306</i>	<i>1616.4</i>	76	3309	1619.8	77	3301	1618.9	76	3351	1638.6
Transfer between breeding groups	Females	85	3132	1562.7	<i>86</i>	<i>3129</i>	<i>1563.6</i>	87	3127	1565.1	88	3127	1567.0	87	3166	1582.1
Transfer between breeding groups	Blackbacks	85	3132	1562.7	86	3135	1566.1	87	3129	1565.9	88	3129	1568.3	87	3146	1573.3
Transfer between non-breeding groups	Females	85	3132	1562.7	<i>86</i>	<i>3129</i>	<i>1563.6</i>	87	3129	1565.9	88	3129	1568.1	87	3134	1567.9
Transfer between non-breeding groups	Blackbacks	85	3132	1562.7	86	3161	1577.4	87	3129	1565.8	88	3135	1570.6	87	3142	1571.5
Transfer between non-breeding groups	Silverbacks	85	3132	1562.7	86	3156	1575.5	87	3129	1565.9	88	3132	1570.0	87	3224	1607.7
Joining ^(†) a non-breeding group - jNBG ^(*)	Solitary	<i>70</i>	<i>3613</i>	<i>1740.4</i>	72	3600	1739.1	74	3600	1743.6	76	3597	1746.9	74	3616	1750.5

^(†) or to be joined to form; ^(*) see Figure 1.

Table III - Estimates of social transitions (\pm SE) in Lokoué and Romani according to Ebola periods and type of individuals

Significant difference between Romani and Lokoué before Ebola estimates are in bold.

Type of social dynamics	Type of individuals	Lokoué				Romani	Z-test Romani vs. Lokoué before Ebola
		Before	During	Short-term after	Long-term after		
Becoming solitary - bS / Ir ^(*)	Silverbacks	0.02 (0.013)	0.01 (0.018)	0.07 (0.05)		0.008 (0.012)	Z=0.8, p=0.28
Becoming solitary - bS ^(*)	Blackbacks	0.02 (0.022)	0.20 (0.077)	0.37 (0.13)	0.02 (0.022)	0.07 (0.031)	Z=1.8, p=0.08
Formation of breeding group - fBG ^(*)	Silverbacks	0.03 (0.015)	0 (0.0001)	0.13 (0.09)	0.03 (0.015)	0.02 (0.015)	Z=0.5, p=0.39
Access to reproductive status - ar ^(*)	Females		0.085 (0.022)			0.13 (0.057)	Z=1.3, p=0.17
Transfer from breeding to non-breeding group - Ir ^(*)	Females	0 (0.0001)	0.10 (0.07)	0 (0.0001)		0 (0.0001)	Z=0.4, p=0.36
Loss of reproductive status - Ir ^(*)	Silverbacks	0.03 (0.017)	0.06 (0.045)	0.03 (0.017)		0.02 (0.021)	Z=0.3, p=0.38
Transfer between breeding groups	Females	0.01 (0.01)	0.06 (0.02)	0.01 (0.01)		0 (0.001)	Z=1.2, p=0.18
Transfer between breeding groups	Blackbacks		0 (0.001)			0 (0.001)	Z=0.01, p=0.40
Transfer between non-breeding groups	Blackbacks		0.08 (0.07)			0 (0.0001)	Z=2.2, p=0.03
Transfer between non-breeding groups	Silverbacks		0 (0.001)			0 (0.001)	Z=0.01, p=0.40
Joining ^(†) a non-breeding group - jNBG ^(*)	Silverbacks	0.03 (0.027)	0.30 (0.28)	0.03 (0.027)		0.03 (0.04)	Z=0.01, p=0.39
Joining^(†) a non-breeding group- jNBG^(*)	Blackbacks	0 (0.0001)	0.18 (0.22)	0 (0.0001)		0.08 (0.04)	Z=2.5, p=0.016

^(†) or to be joined to form; ^(*) see Figure 1.

Adult immigration

The best model selected in Lokoué assumed an immediate effect for individuals living in breeding groups, and an immediate and post-epidemic effect for solitary individuals or individuals living in non-breeding groups (Table S2). However, nine models were also marginally selected and were included in model averaging analysis. Immigration of individuals living in breeding groups decreased significantly by half during Ebola, then quickly increased after Ebola to reach the pre-epidemic immigration rate (Figure 3). Immigration of non-breeders (living in non-breeding groups or solitary) decreased significantly during Ebola and on the short-term after Ebola, then increased slowly on the long-term and remained lower than before Ebola (Figure 3).

The best model selected in Romani assumed constant immigration rate among all groups (Table S2). Two others models assuming variation among breeding, non-breeding and solitary individuals were also marginally selected and included in model averaging analysis. These estimates were lower than the ones in Lokoué before Ebola (Figure 3).

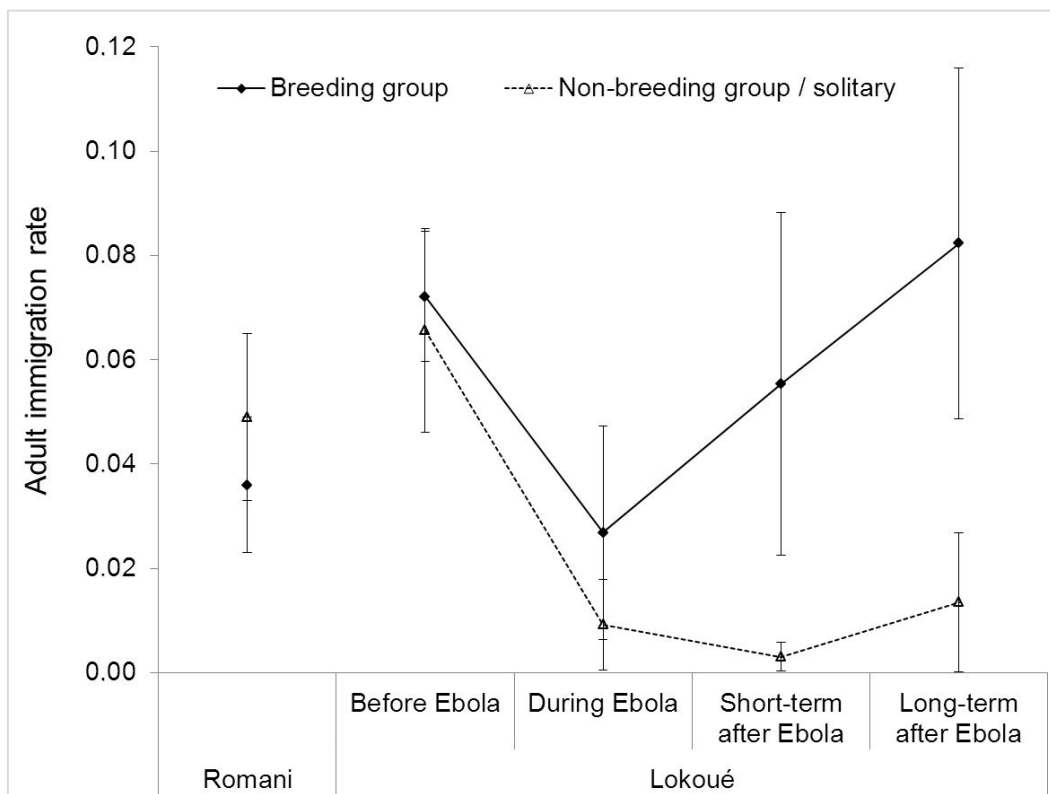


Figure 3 - Adult immigration rates (\pm SE) for Western lowland gorilla in Romani and Lokoué according to social status and Ebola periods.

I.2. e) Discussion

In this study we analysed adult local survival and immigration rates as well as social dynamics in the gorilla population of Lokoué before, during and after an Ebola outbreak, and compared these with the unaffected Romani population. Our analyses revealed three main points: 1) the immediate and deleterious effect of Ebola on the population, 2) the mechanisms of population recovery after outbreak and 3) the long-term effect of the outbreak on non-breeders social dynamics.

Immediate effects of Ebola outbreak

Ebola impacted immediately on adult local survival, reproductive potential, immigration and social dynamics of the Lokoué population. Indeed, this study confirmed the decrease of adult local survival rate during Ebola with a higher impact for individuals living in groups than solitary (Caillaud, *et al.*, 2006). This disease-induced cost of sociality generated a demographic disequilibrium because adult females and immatures disappeared in a larger proportion than adult males (Genton, *et al.*, 2012). Such disequilibrium could disturb other demographic parameters and the social dynamics of the population. We observed an increase in transfers to non-breeding groups for both females and males and a decrease in the formation of breeding group. These results indicated a decrease in reproductive potential during the outbreak for both sexes. Additionally, immigration of adults in the population was reduced by half during the outbreak. Reduction in survival, reproductive potential and immigration during outbreak, independent to resource reduction, supported the demographic crash in the population.

During the outbreak, we detected a decline in social cohesion as transfers from groups to solitary status for males and transfers between breeding or non-breeding groups for females increased. Social instability, manifested in an increase in transfers between groups for both sexes, was also revealed in several cases of population decline: in red howling monkey (*Alouatta sineculus*) for which decline was associated with large difference of mortality between groups (Pope, 1998), and in population decline in killer whales (*Orcinus orca*) and plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) due to resource limitation (Branch, *et al.*, 1993 ; Parsons, *et al.*, 2009). In the Lokoué population of Western lowland gorilla, the non-random impact of Ebola on gorillas (*i.e.* high mortality of individuals living in groups), in addition to the changes in social dynamics led to the modification of the social structure: an increase in the proportion of solitary individuals and a decrease in mean breeding group size (Genton, *et al.*, 2012). All these changes could also have significant genetic consequences through modification of mating patterns and kin structure (Perrin, *et al.*, 2012).

The increase in both the rate of transfers from breeding groups to non-breeding groups for adult females and the rate of transfers from solitary status to non-breeding groups for males during

the outbreak may also be interpreted as the search for protection in sociality. In a first step, surviving adult females from disbanded breeding groups could find protection within non-breeding groups (Harcourt et Greenberg, 2001) that are observed in unaffected populations when a group disbands following its silverback death (Stokes, et al., 2003). Solitary males could also find protection in forming or joining a non-breeding group (Levréro, et al., 2006) even though the choice of living in groups increases the risk of Ebola transmission.

Decrease in immigration and survival rates and disruption of social dynamics due to Ebola may have profound effects on population growth rate, especially in the case of repeated outbreaks and if no compensatory demographic mechanism facilitates the population recovery.

Mechanism of population recovery after Ebola outbreak

We did not detect any short or long-term effect of Ebola on local adult survival as it returned to values similar to those in unaffected populations (*i.e.* Lokoué pre-epidemic and Romani values) just after the outbreak. Several indicators also suggested that the population dynamics recovered in the same time. Indeed, six years after outbreak, most of the social dynamics rates, including the access to reproductive status, were back to pre-Ebola levels and were similar to those in the unaffected population of Romani. These results are consistent with the observation that population structure recovered six years after the outbreak (Genton, et al., 2012). This quick recovery of the population structure and social dynamics revealed the importance of social flexibility as an adaptive response to rapid change in environment (Schradin, et al., 2012), induced here by disease. Our study is the first one to estimate social dynamic rates in Western lowland gorilla populations, and the change of these rates following a dramatic event. Similar studies in other gorilla populations would allow us to detail the influence of a decrease in population density and a population structure changes in inducing social flexibility.

The short-term increase in the formation of new breeding groups and in immigration of individuals living in breeding groups contributed to the recovery. That was illustrated by the formation after Ebola of six breeding groups including mostly immigrant females (19 out of 20, Genton, et al., 2012). The formation of new social groups and immigration during the recovery phase could influence the population genetic structure by reducing mean genetic differentiation between groups and increasing heterozygosity within groups (Pope, 1998).

The gorilla social structure seems to be the major factor influencing the recovery of group formation rate because of the presence of surviving solitary silverbacks that could gather the surviving females. Unlike other study cases (Muths, et al., 2011), but like already suggested by C. Genton et al. (2012), the return to the initial demographic and social rates for breeders suggested

no compensatory effect or changes in life history traits for these individuals in response to the Ebola outbreak. On the contrary, Tasmanian devils responds to an increased adult mortality following the Devil Facial Tumour Disease with earlier reproduction, as predicted by the theory when a disruption affects adults in a greater extent than juveniles (Jones, *et al.*, 2008b). In our case, due to the high generation length and the low number of young females after Ebola, we could not test this hypothesis yet. However, the population did not present a higher birth rate post-Ebola compared to the pre-Ebola rate (Genton, *et al.*, 2012).

The return to the pre-epidemic level of immigration of individuals living in breeding groups had a positive influence for the recovery of the Lokoué population. This stressed the importance of considering neighbouring populations in the recovery process of affected populations. These results suggested that the effect of Ebola on isolated gorilla populations could be problematic for their recovery. The Lokoué population is connected to other gorilla populations as it benefited from the arrival of immigrants after the demographic crash. The impact of Ebola in the area beyond Lokoué is still not well known. C. Genton *et al.* (2012) presents some indications that Ebola might have somehow affected the surrounding populations. However the immigration of breeders from these surrounding populations indicated that they may have been less affected than Lokoué. It also underlined that Lokoué is still an attractive habitat for gorillas living in breeding groups after the outbreak: the decrease of competition among individuals after the demographic crash and the high quality of the resource available in the Lokoué clearing may be part of its attractiveness. Studies at the inter-population scale are needed to evaluate the potential of surrounding populations to act as population sources and to enhance the recovery of the Lokoué population.

Despite a fast recovery of demographic parameters and social dynamics, the population size remained low ($n = 38$ individuals two years after Ebola and $n = 40$ individuals six years after, Genton, *et al.*, 2012), compared to the 377 individuals before the outbreak (Gatti, *et al.*, 2004). The slow recovery of the population size could be partly explained by the dynamics of unmated males (see below).

Long-term effect on unmated males dynamics

The immigration of males living in non-breeding groups or solitary six years after Ebola remained lower than it was before Ebola. This result suggested a low attractiveness of the Lokoué population for unmated males. The high quality of the Lokoué habitat may not be sufficient to attract the unmated males, contrary to individuals living in groups. Availability of adult females could be the main limiting factor of unmated male immigration. After the outbreak, the population is mainly constituted by nascent or infant breeding groups (*i.e.* without progeny older than juvenile class,

Genton, *et al.*, 2012). The slow maturation in gorillas means that the availability of mature females is thus delayed. Low male immigration related to a limited mating potential may induce changes in the sex dispersal pattern in Lokoué and consequently in the population genetic structure (Lachish, *et al.*, 2011). At maturity, females disperse from their natal group and either join a breeding group or a solitary silverback. If the breeding groups are too large or include too many adult females to be attractive (Stokes, *et al.*, 2003) and if attractive solitary silverbacks are absent, females would have to disperse farther than before the outbreak, modifying the distance in the sex-biased dispersal pattern for this species (Douadi, *et al.*, 2007).

If immigration of unmated males remains limited, this could also threaten the dynamics of group disbanding and formation on the long-term. Indeed, the formation of new groups relies on the availability of solitary silverbacks that could attract adult females when they disperse from their natal group or transfer from a breeding group or when a breeding group disbands following the death of the silverback (Parnell, 2002a ; Stokes, *et al.*, 2003). If the availability of solitary silverbacks remains low, the formation of new groups will be delayed: indeed, new groups would then depend on the males born in current groups to reach maturity. We can also expect that immigrant silverbacks will settle in the population when detecting cues of senescence of the silverbacks in breeding groups. In the long-term, a lower immigration rate of unmated males would really jeopardize the recovery of the Lokoué population.

Conclusion

C. Genton *et al.* (2012) previously reported that the gorilla population of Lokoué recovered its structure rapidly after an Ebola outbreak. Our study, through estimation of demographic and social dynamic parameters, confirmed that most of the underlying mechanisms of population dynamics recovered to their unaffected state. However, we expect population growth to be hampered by delays in group maturation and immigration of unmated males. Population viability analysis usually considers disease as an additional mortality factor only (Haydon, *et al.*, 2002). Our study showed that disease is also able to affect reproductive potential, immigration and social dynamics, and it highlighted the need to develop more complex host population demographic models that integrate all the different impacts of a disease. This requires long-term monitoring of demography and social dynamics of populations to understand the forces shaping key population processes and the population responses to emerging changes in environment.

Acknowledgments

We thank the team of the ECOFAC program (EU) for logistics assistance and permission to work in Odzala-Kokoua National Park: C. Aveling, B. Djoni-Djimbi, P. Ngouembe, J-M. Froment, P. Marshall, P. Montuir, P. Mortier, P. Rickmounie, T. Smith, J. de Winter. We are grateful to R. Andembo, J-B. Lepale, S. Ngouma, A. Lavandier, M. Douadi, E. Bigot, D. Caillaud, C. Devos, M. Dewas, L. Bouquier, S. Navel, Q. Gautier, P. Motsch, G. LeFlohic, D-M. Paquet for their assistance with data collection in the field. This is a scientific production of UMR CNRS 6553, Caren-OSUR, University of Rennes1. This research was funded by the ECOsystèmes FORestiers program (<http://www.gip-ecofofor.org/>; Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, France), the Espèces-Phares program (DG Environnement, UE, carried out by Réseau des Aires Protégées d'Afrique Centrale; <http://www.rapac.org>), and the French agency for research *via* the project ANRJCJC IDiPop.

Appendix

Table S I - Modeling adult survival probability Φ of Western lowland gorilla in a) Lokoué and b) Romani.

Transition probabilities were modelled dependent on social statuses (f: see the 7 states defined in Figure 1) for each sex group (g: females, blackbacks and silverbacks) and resighting probabilities were time dependent. In bold, the best selected model. “Without epidemic 1” (: per1) gathers pre-, short-term and long-term after Ebola periods. “Without epidemic 2” (: per4) gathers pre- and long-term after Ebola periods. k: number of parameters. c: constant, fsu: social units: solitary, breeding group and non-breeding group, fgsol: solitary vs. group living.

a) Lokoué population

N°	Survival	Constraints	k	Deviance	QAICc	Δ QAICc
L-S1	Φ_c	Constant	80	3294	1622	68
L-S2	Φ_f	Difference between social statuses	86	3290	1634	80
L-S3	Φ_g	Difference between sex groups	82	3291	1626	71
L-S4	$\Phi_{f.g}$	Difference between social statuses and between sex groups	96	3283	1655	100
L-S5	$\Phi_{f.per1}$	Difference between social statuses and between during vs. without epidemic 1	95	3109	1576	21
L-S6	$\Phi_{f.per2}$	Difference between social statuses and between pre-, during and post-epidemic	102	3096	1587	32
L-S7	$\Phi_{f.per3}$	Difference between social statuses and between pre-, during, short-term and long-term post-epidemic	109	3090	1600	46
L-S8	$\Phi_{f.per4}$	Difference between social statuses and between during, short-term post-epidemic and without epidemic 2	103	3202	1636	81
L-S9	$\Phi_{g.per1}$	Difference between sex groups and between during vs. without epidemic 1	85	3127	1560	6
L-S10	$\Phi_{g.per2}$	Difference between sex groups and between pre-, during and post-epidemic	88	3122	1565	11
L-S11	$\Phi_{g.per3}$	Difference between sex groups and between pre-, during, short-term and long-term post-epidemic	91	3122	1572	18
L-S12	$\Phi_{g.per4}$	Difference between sex groups and between during, short-term post-epidemic and without epidemic2	89	3224	1612	58
L-S13	Φ_{per1}	Difference between during vs. without epidemic 1	81	3140	1557	2
L-S14	Φ_{per2}	Difference between pre-, during and post-epidemic	82	3136	1557	3
L-S15	Φ_{per3}	Difference between pre-, during, short-term and long-term post-epidemic	83	3512	1725	171

Table S I (cont.)

N°	Survival	Constraints	k	Deviance	QAICc	Δ QAICc
L-S16	Φ_{per4}	Difference between during, short-term post-epidemic and without epidemic 2	83	3237	1604	49
L-S17	$\Phi_{\text{f.g.per1}}$	Difference between social statuses, between sex groups and between during vs. without epidemic 1	115	3090	1615	60
L-S18	$\Phi_{\text{f.g.per2}}$	Difference between social statuses, between sex groups and between pre-, during and post-epidemic	126	3072	1634	80
L-S19	$\Phi_{\text{f.g.per3}}$	Difference between social statuses, between sex groups and between pre-, during, short-term and long-term post-epidemic	126	3066	1632	77
L-S20	$\Phi_{\text{f.g.per4}}$	Difference between social statuses, between sex groups and between during, short-term post-epidemic and without epidemic 2	127	3187	1687	133
L-S21	Φ_{fsu}	Difference between social units	82	3296	1628	73
L-S22	$\Phi_{\text{fsu.per1}}$	Difference between social units and between during vs. without epidemic 1	85	3157	1573	19
L-S23	$\Phi_{\text{fsu.per2}}$	Difference between social units and between pre-, during and post-epidemic	88	3176	1589	34
L-S24	$\Phi_{\text{fsu.per3}}$	Difference between social units and between pre-, during, short-term and long-term post-epidemic	91	3175	1595	41
L-S25	$\Phi_{\text{fsu.per4}}$	between during, short-term post-epidemic and without epidemic 2	92	3229	1621	66
L-S26	Φ_{fgsol}	Difference between solitary and group living	81	3292	1624	69
L-S27	$\Phi_{\text{fgsol.per1}}$	Difference between solitary and group living and between during vs. without epidemic 1	83	3130	1557	2
L-S28	$\Phi_{\text{fgsol.per2}}$	Difference between solitary and group living and between pre-, during and post-epidemic	85	3125	1560	5
L-S29	$\Phi_{\text{fgsol.per3}}$	Difference between solitary and group living and between pre-, during, short-term and long-term post-epidemic	87	3125	1564	9
L-S30	$\Phi_{\text{fgsol.per4}}$	Difference between solitary and group living and between during, short-term post-epidemic and without epidemic 2	88	3226	1611	56
L-S31	$\Phi_{\text{g.Ebola}}$	Difference between sex groups during Ebola only	83	3478	1710	156
L-S32	$\Phi_{\text{fgsol.Ebola}}$	Difference between solitary and group living during Ebola only	82	3130	1555	0

Table S I (cont.)

b) Romani Population

N°	Survival	Constraints	k	Deviance	QAICc	Δ QAICc
R-S1	Φ_c	Constant	64	1284	718	0
R-S2	Φ_f	Difference between social statuses	78	1275	755	37
R-S3	Φ_g	Difference between sex groups	66	1283	723	5
R-S4	$\Phi_{f.g}$	Difference between social statuses and between sex groups	82	1273	767	49
R-S5	Φ_{fsu}	Difference between social units	74	1281	746	28
R-S6	Φ_{fgsol}	Difference between solitary and group living	71	1284	738	20

Table S II - Modeling adult immigration rate (f) of Western lowland gorilla in a) Lokoué and b) Romani using Pradel's model.

Survival and probability of resighting were modelled as the best survival model selected with multi-state modeling. Models are ranked in increasing QAICc. In shaded green, all the models considered as plausible and included in the model averaging procedure

a) Lokoué population

c: constant; g: differences between the 5 groups (*i.e.* females in breeding group, males in breeding group, solitary silverbacks, solitary blackbacks, males in non breeding group); bg: gathering females and males in breeding group; nbgsol: gathering males in non-breeding groups and solitary males

per1: during outbreak vs. period without epidemic (gathering pre- and post-epidemic periods, *i.e.* testing no long-term effect of disease)

per2: pre-, during and post-epidemic periods (*i.e.* testing long-term effect of disease)

per3: pre-, during, short-term and long-term post-epidemic periods

per4: gathering pre- and long-term post-epidemic differing from during outbreak and short-term post-epidemic period (*i.e.* testing a short-term effect of disease only)

per5: gathering pre- and long-term post-epidemic differing from gathering during outbreak and short-term post-epidemic periods

per6: gathering during outbreak and short-term post-epidemic periods differing from during before and long-term post-epidemic periods

Model	k	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights
f bg.per1, nbgsol.per2	30	1703.3	0.0	0.10
f bg.per1, nbgsol.per6	30	1703.7	0.5	0.08
f bg.per5, nbgsol.per2	30	1703.7	0.5	0.08
f bg.per5, nbgsol.per6	30	1704.2	0.9	0.06
f bg.per1, nbgsol.per6	29	1704.2	1.0	0.06
f bg.per6, nbgsol.per2	31	1704.7	1.4	0.05
f bg.per5, nbgsol.per5	29	1704.8	1.5	0.05
f bg.per6, nbgsol.per6	31	1705.2	1.9	0.04
f bg.per2, nbgsol.per2	31	1705.2	2.0	0.04
f bg.per4, nbgsol.per2	31	1705.4	2.1	0.03
f bg.per1, nbgsol.per3	31	1705.4	2.1	0.03
f bg.per6, nbgsol.per5	30	1705.7	2.4	0.03

Table S II (cont.)

<i>f</i> bg.per2, nbgsol.per6	31	1705.7	2.4	0.03
<i>f</i> bg.per1, nbgsol.per4	30	1705.8	2.5	0.03
<i>f</i> bg.per4, nbgsol.per5	31	1705.8	2.6	0.03
<i>f</i> bg.per2, nbgsol.per5	30	1706.2	2.9	0.02
<i>f</i> bg.per5, nbgsol.per4	30	1706.3	3.0	0.02
<i>f</i> bg.per4, nbgsol.per5	30	1706.3	3.1	0.02
<i>f</i> bg.c, nbgsol.c	27	1706.5	3.2	0.02
<i>f</i> c	26	1706.5	3.2	0.02
<i>f</i> bg.per3, nbgsol.per2	32	1706.8	3.5	0.02
<i>f</i> bg.per6, nbgsol.per3	32	1706.8	3.5	0.02
<i>f</i> bg.per1, nbgsol.per1	29	1707.1	3.8	0.01
<i>f</i> bg.per6, nbgsol.per4	31	1707.2	3.9	0.01
<i>f</i> bg.per3, nbgsol.per6	32	1707.2	4.0	0.01
<i>f</i> bg.per2, nbgsol.per3	32	1707.3	4.1	0.01
<i>f</i> bg.c, nbgsol.per1	28	1707.4	4.1	0.01
<i>f</i> bg.per4, nbgsol.per3	32	1707.5	4.2	0.01
<i>f</i> bg.per5, nbgsol.per1	29	1707.6	4.3	0.01
<i>f</i> bg.per2, nbgsol.per4	31	1707.7	4.4	0.01
<i>f</i> bg.per3, nbgsol.per5	31	1707.7	4.4	0.01
<i>f</i> bg.per4, nbgsol.per5	31	1707.9	4.6	0.01
<i>f</i> bg.per4, nbgsol.c	29	1708.3	5.0	0.01
<i>f</i> bg.per6, nbgsol.per1	30	1708.5	5.2	0.01
<i>f</i> bg.per3, nbgsol.per3	33	1708.9	5.6	0.01
<i>f</i> bg.per2, nbgsol.per1	30	1709.0	5.7	0.01
<i>f</i> bg.per4, nbgsol.per1	30	1709.2	5.9	0.01
<i>f</i> bg.per3, nbgsol.per4	32	1709.3	6.0	0.00
<i>f</i> bg.per3, nbgsol.per1	31	1710.5	7.3	0.00
<i>f</i> g	30	1710.6	7.3	0.00
<i>f</i> bg.per5, nbgsol.per4	31	1831.7	128.4	0.00

b) Romani population

c: constant; g: differences between the 5 groups (*i.e.* females in breeding group, males in breeding group, solitary silverbacks, solitary blackbacks, males in non-breeding group); bg: gathering females and males in breeding group; nbg: males in non-breeding group; nbgsol: gathering males in non-breeding groups and all solitary males, gr: gathering individuals living in groups (breeding or not), sol: gathering all solitary males, bbsol: solitary blackbacks, sbsol: solitary silverbacks, time: temporal variation

Model	k	QAICc	Δ QAICc	QAICc Weights
<i>f c</i>	15	667.0	0.0	0.27
<i>f</i> bg.c, nbgsol.c	16	667.1	0.1	0.25
<i>f</i> gr.c, sol.c	16	668.9	1.9	0.10
<i>f</i> bg.c, nbg.c, sol.c	17	669.0	2.0	0.10
<i>f</i> time	16	669.1	2.1	0.09
<i>f</i> bg.c, nbg.c, bbsol.c, sbsol.c	18	669.2	2.2	0.09
<i>f</i> g.c	19	670.7	3.7	0.04
<i>f</i> bg.time, nbg.time, bbsol.time, sbsol.time	18	671.4	4.4	0.03
<i>f</i> gr.time, sol.time	18	672.6	5.6	0.02
<i>f</i> bg.time, nbgsol.time	20	673.6	6.6	0.01
<i>f</i> bg.time, nbg.time, sol.time	22	676.3	9.2	0.00
<i>f</i> g.time	24	680.1	13.1	0.00

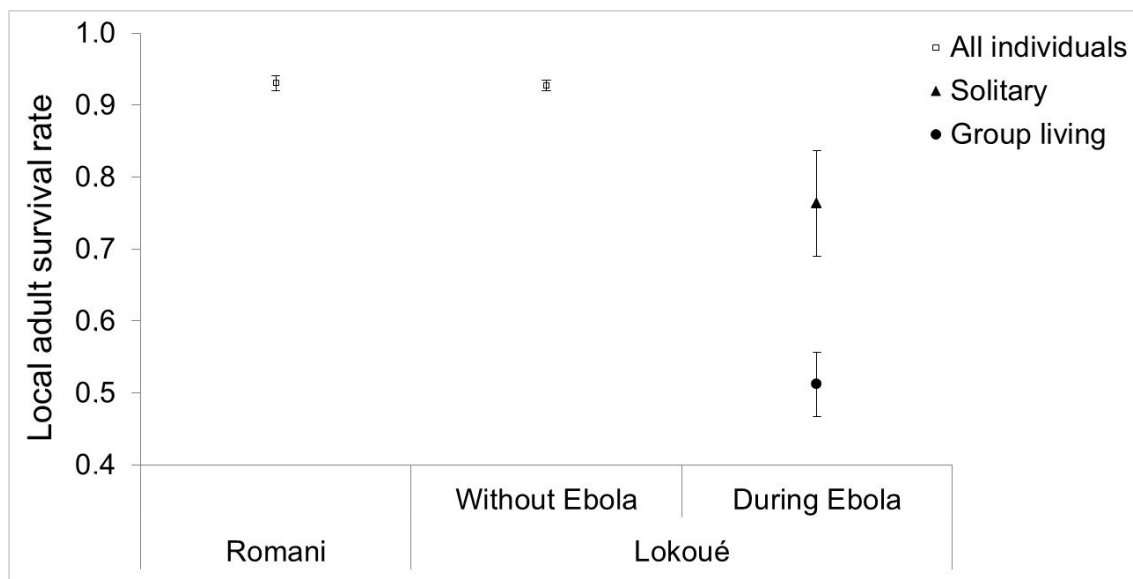


Figure S1 - Adult survival probabilities (\pm SE) for Western lowland gorilla in Romani and Lokoué, according to social status and Ebola periods.

CHAPITRE 3

-

Modélisation du devenir d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest, suite à une épidémie à virus Ebola

– Partie II –

Etude préliminaire de la dynamique à long-terme de la population de Lokoué : Approche par la modélisation

« Le présent accouche, dit-on, de l'avenir. »

Voltaire, Dictionnaire philosophique

II - PARTIE II : ETUDE PRELIMINAIRE DE LA DYNAMIQUE A LONG-TERME DE LA POPULATION DE LOKOUÉ : APPROCHE PAR LA MODELISATION

II. 1) Introduction

Les épidémies à virus Ebola ont engendré un déclin important des populations de gorilles de plaine de l'Ouest et de chimpanzés (Walsh, *et al.*, 2003 ; Bermejo, *et al.*, 2006 ; Caillaud, *et al.*, 2006). L'évaluation de ce déclin et la prise en compte du caractère longévif du gorille de plaine de l'Ouest ont permis, en 2007, de considérer cette espèce comme « en danger critique d'extinction » (IUCN, 2012b). En effet, l'importance de la menace que représentent les maladies infectieuses pour les primates ne devrait pas être seulement mesurée en terme de mortalité engendrée par les épidémies, mais aussi en considérant la résilience des populations affectées ; c'est-à-dire la capacité de ces populations à retrouver rapidement des caractéristiques et un fonctionnement normal après perturbation (Holling, 1973). Cette résilience peut être réduite chez une espèce à reproduction lente comme le gorille, et lorsque la réduction des effectifs conduit à des petites populations fragilisées au regard des risques d'extinction liés aux effets de stochasticités démographique et environnementale (voir Introduction).

Les résultats de notre étude de la dynamique de la population de Lokoué jusqu'à six ans après l'épidémie suggèrent un processus de récupération de la population en deux étapes. Une première étape de croissance lente, due essentiellement à la maturation des groupes reproducteurs composant la population, *via* l'acquisition de femelles adultes et la reproduction. Puis, une étape de croissance exponentielle plus rapide, à laquelle contribuerait l'immigration d'individus attirés par un potentiel reproducteur accru de la population, ce qui favoriserait la formation de nouveaux groupes reproducteurs. Compte tenu qu'une génération de gorilles de plaine de l'Ouest est estimée à 22 ans (D. Caillaud, dans IUCN, 2012b), nous avons présumé qu'il puisse falloir plus des 75 ans proposés par P. Walsh *et al.* (2003) avant que la population de Lokoué ne récupère son état, notamment effectif, initial (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012).

L'évaluation plus précise de l'effet à long terme de perturbations sur la démographie et la dynamique des populations passe par l'utilisation de modèles démographiques mathématiques (Robbins et Robbins, 2004). En 2003, P. Walsh *et al.* présentaient une première évaluation de la résilience de populations de gorilles ayant été affectées par Ebola. Cette étude était basée sur des modèles prédictifs : la proximité de villes était utilisée comme facteur prédisant la densité des populations avant les épidémies à virus Ebola ; alors que la proximité de foyers de telles épidémies chez l'Homme était utilisée comme facteur prédisant la densité en période post-épidémique. Les

auteurs considéraient ensuite une croissance exponentielle permettant aux populations de récupérer selon un taux de croissance annuel de 3 % (basé sur des estimations faites chez les gorilles des montagnes (Steklis et Gerald-Steklis, 2001)). Le temps de récupération maximal était ainsi estimé à 75 ans. En 2011, S. Ryan et P. Walsh estimaient cette fois le temps de récupération d'une population de gorilles affectée par une perturbation, selon l'importance du taux de mortalité engendré. Un des cas étudié était la population du Sanctuaire de Lossi (Rép. du Congo), qui avait subi une mortalité de 96 % suite aux épidémies d'Ebola de 2002-3 (Bermejo, *et al.*, 2006). Les paramètres utilisés (taux annuel de croissance (3,7 % ; P. Walsh et D. Caillaud, dans Ryan et Walsh, 2011), taille initiale de population et capacité de charge (respectivement 320 et 400 individus ; Werikhe, *et al.*, 1997)) étaient à nouveau basés sur des estimations faites pour les gorilles des montagnes. De plus, l'estimation du temps de récupération était cette fois basée sur un modèle logistique discret incluant une capacité de charge maximale. Un temps de récupération de 131 ans a ainsi été estimé pour la population du Sanctuaire de Lossi. De l'avis même des auteurs, la simplicité des processus de récupération considérés, l'utilisation de paramètres démographiques optimistes, et la non-prise en compte de pressions telles que la chasse ou de nouvelles épidémies, font que ces estimations sont certainement sous-estimées (Ryan et Walsh, 2011).

Nous proposons ici aussi un modèle déterministe, présentant la croissance de la population de Lokoué en l'absence de tout effet lié à des pressions anthropogéniques (*e.g.* la chasse), à l'environnement (*e.g.* les épidémies, la variation des ressources) ou à la faible taille de la population post-Ebola (*e.g.* l'effet Allee). Cependant, les 10 années de suivi de cette population nous ayant permis d'estimer pour la première fois des paramètres démographiques d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest (voir Chapitre 3, Partie I), nous pouvons proposer des estimations plus pertinentes, car plus représentatives de la réalité biologique de l'espèce. Par ailleurs, il a déjà été montré que l'impact sélectif d'une perturbation sur une population pouvait, du fait d'une structure démographique modifiée, avoir des conséquences sur ses capacités de récupération (Komers et Curman, 2000). Nos précédents résultats montrent un effet différent de l'épidémie à virus Ebola sur les taux de survie des mâles et des femelles adultes (voir Chapitre 3, Partie I), et nous permettent donc en outre de prendre en compte cet impact sélectif sur la structure de la population. Enfin, utilisant les estimations faites pour la population de Lokoué (voir Chapitre 3, Partie I), le modèle proposé inclut l'immigration de nouveaux individus dans la population. Tout ceci nous permet de proposer une projection plus réaliste de la croissance d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest suite à un effondrement démographique dû à une épidémie à virus Ebola.

Plusieurs auteurs ont déjà montré l'impact négatif que pouvait avoir un faible taux de survie des adultes (Bradshaw et Brook, 2005 ; Lawler, *et al.*, 2009) ou des individus de moins de un an (Sim,

et al., 2010) sur la croissance d'une population. L'immigration, quant à elle, favorise la récupération d'une population (Brown et Kodric-Brown, 1977 ; Heard, *et al.*, 2012). Nos précédents résultats mettant en évidence le rôle joué par l'immigration dans la récupération de la population de Lokoué (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012, et Chapitre 3, Partie I), nous nous sommes intéressés à l'importance relative des taux de survie et d'immigration sur le devenir de cette population.

II. 2) Méthodologie

II.2. a) Description du modèle

Le modèle construit est un modèle structuré en âge et en sexe, basé sur les hypothèses que les différentes classes ne sont pas caractérisées par les mêmes taux de survie ni de fécondité (Figure 1). Ce type de modèle est adapté aux populations de gorilles de plaine de l'Ouest ; cette espèce possédant quatre à cinq classes d'âge selon le sexe des individus et ne se reproduisant qu'à partir de dix ans pour les femelles et 14 ans pour les mâles. Nous avons utilisé un modèle composé d'une matrice de Leslie (Leslie, 1945) et d'un taux d'immigration (Figure 1). Afin de prendre en compte l'effet immédiat de l'épidémie sur les taux de survie (voir Partie I), le modèle a été considéré hétérogène dans le temps. Deux matrices de Leslie décrivant la démographie moyenne de la population de Lokoué, d'une part pendant, et d'autre part hors Ebola, ont donc été utilisées. Le modèle construit est déterministe et densité-indépendant.

Les classes d'âge ne s'étalant pas également dans le temps (voir Chapitre 1), nous avons réalisé les simulations avec un pas de temps de un an. Selon le nombre d'années sur lequel s'étend chaque classe d'âge, nous définissons donc 4 classes d'enfants, 3 classes de juvéniles, et 3 classes de subadultes pour chaque sexe, ainsi que 1 classe de femelles adultes, 4 classes de dos noirs, et 1 classe de dos argentés (Figure 1).

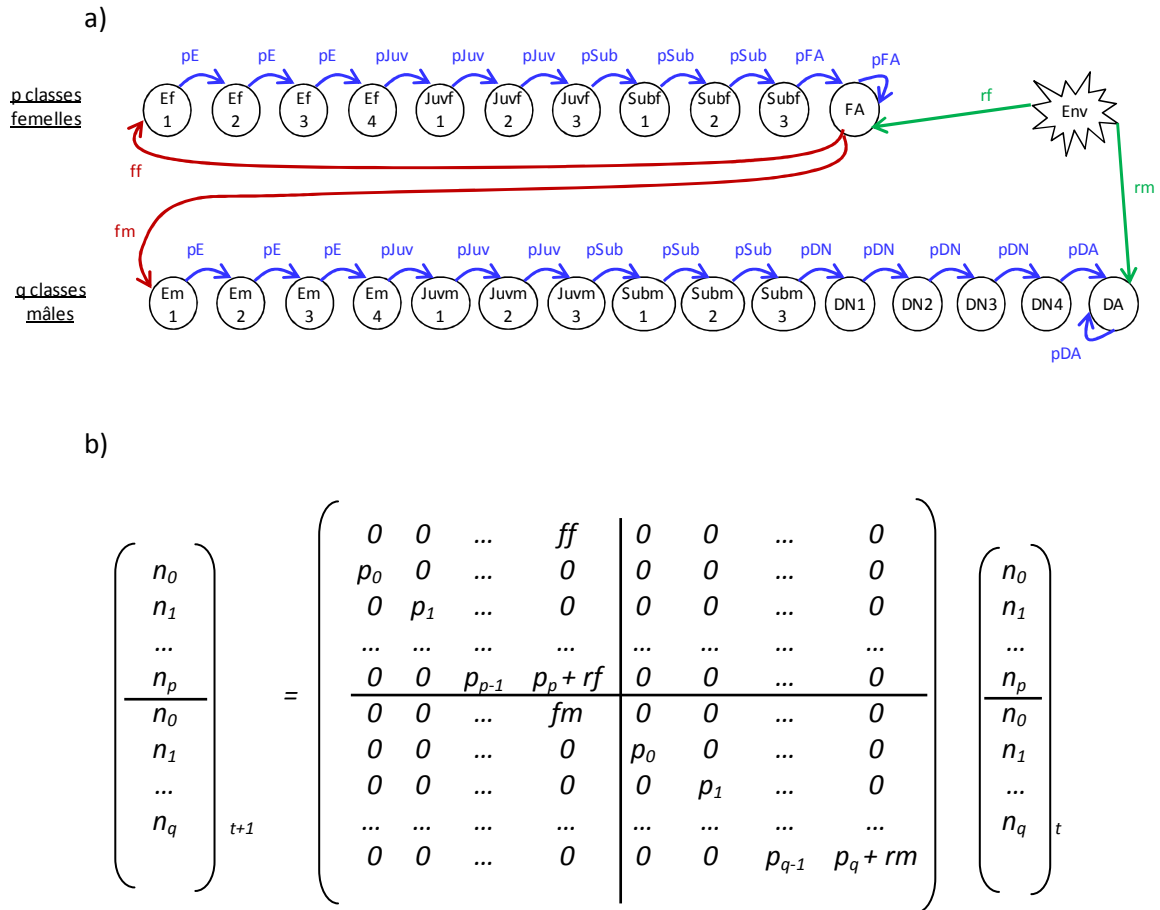


Figure 1 – Représentation schématique (a) et matricielle (b) du modèle utilisé

Env : Environnement ; p : survie ; E : Enfant ; Juv : Juvénile ; Sub : Subadulte ; DN : Dos Noir ; les numéros sont les numéros d'années à l'intérieur d'une classe d'âge ; FA : Femelle Adulte ; DA : Dos Argenté ; p_p : survie des femelles de la classe p ; p_q : survie des mâles de la classe q ; ff : fécondité femelle ; fm : fécondité mâle ; rf : immigration de femelles adultes ; rm : immigration de mâles adultes ; n_p : effectif femelle de la classe p ; n_q : effectif mâles de la classe q

II.2. b) Paramètres utilisés

Les estimations des taux de survie par classe d'âge et période considérée ont été obtenues suivant la même méthodologie qu'explicitée dans la [Partie I](#) de ce chapitre (modélisation multi-état, pas de temps de 3 mois), mais sans tenir compte du statut social des individus, puis recalculées pour un pas de temps de un an (estimé³) ([Tableau I](#)). Rappelons que, en l'absence de suivi hors des salines, nous ne pouvions distinguer la mort d'un individu de son émigration ou de son absence de visite avant la fin de la période d'étude. Les taux de survie utilisés ne représentent donc pas la probabilité de survie réelle des individus, mais leur survie apparente au sein de la population.

La fécondité annuelle moyenne des femelles de la population de Lokoué était de 0,32 naissances/femelle/an avant l'épidémie à virus Ebola (Levréro, 2005), et de 0,31 puis 0,38 naissances/femelle/an après l'épidémie (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012). Ces valeurs n'étant pas significativement différentes (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012), dans le cadre de notre modélisation nous avons pris en compte une fécondité moyenne de 0,337 naissances/femelle/an hors Ebola. Sous l'hypothèse d'un sex-ratio équilibré à la naissance, cette valeur moyenne a été divisée par deux pour être répartie sur les deux classes de sexe (hors-Ebola : $ff = fm = 0,337/2$; Figure 1). La fécondité pendant Ebola a été paramétrée à 0.

Nous faisons l'hypothèse que l'immigration est principalement le fait d'individus adultes et matures mus par la recherche de partenaires sexuels. Ainsi, le nombre de dos argentés présents dans la population régule l'immigration des femelles adultes et inversement. Le programme favorise donc le sexe en défaut, en considérant un ratio femelles adultes / dos argentés de 1,82 basé sur les effectifs observés pré-Ebola. Seul le sexe en défaut immigre, et ce à un taux unique. Les taux d'immigration des individus adultes ont précédemment été estimés selon le statut reproducteur ou non des individus et sur un pas de temps de trois mois (voir Partie I – Figure 3). Nous avons adapté ces estimations au pas de temps de un an (estimé*3), et, ne tenant pas compte ici du statut reproducteur des individus, nous avons arbitrairement choisi les valeurs intermédiaires suivantes pour notre modèle : 0,18 individus/an hors Ebola et 0,06 individus/an pendant Ebola.

Tableau I – Taux de survie utilisés

	Pendant Ebola	Hors Ebola
Enfant (pE*)	0,13	0,78
Juvénile (pJuv*)	0,03	0,71
Subadulte (pSub*)	0,15	0,75
Femelle adulte (pFA*)	0,12	0,80
Dos noir (pDN*)	0,31	0,80
Dos argenté (pDA*)	0,31	0,80

* confère Figure 1.a

Les simulations ont été réalisées à partir des effectifs observés au cours du suivi de la population de Lokoué (Tableau II). Au sein d'une classe d'âge, les effectifs observés ont été répartis de façon homogène sur les différentes années de maturation de la classe. Dans un premier temps, les effectifs observés au cours de la première année de suivi ont été utilisés, ce qui nous permettait de comparer les effectifs simulés aux observés. Cependant, la dynamique projetée est soumise aux erreurs d'estimations accumulées au fur et à mesure de la simulation. Ainsi, afin d'étudier plus

justement la dynamique projetée à long terme, nous avons effectué, dans un deuxième temps, les simulations à partir des effectifs observés au cours de l'avant-dernière et dernière année de suivi.

Les projections ont été réalisées sur 150 ans.

Tableau II – Effectifs observés et effort d'échantillonnage par année de suivi

	Année de suivi								
	1	2	3*	4*	5	6	7	8	9
Enfants	78	75	79	20	5	3	-	1	6
Juvéniles	51	42	27	7	4	0	-	0	1
Subadultes	72	63	44	14	9	5	-	2	2
Femelles adultes	133	105	125	31	8	4	-	9	10
Dos noirs	28	22	21	12	6	2	-	1	1
Dos argentés	68	63	58	16	8	6	-	8	2
Total	430	370	354	100	40	20	-	21	22
Nombre de jours d'observation	289	146	98	245	216	23	0	108	146

* années de suivi au cours desquelles a eu lieu l'épidémie à virus Ebola

II.2. c) Etude de la sensibilité du taux d'accroissement asymptotique aux variations des paramètres

La sensibilité du taux d'accroissement de la population aux variations du taux d'immigration, et des taux de survie de chaque classe d'âge et de sexe, a été testée. Les variations des taux de survie ont été testées sur un modèle ne comprenant pas d'immigration.

Les paramètres distinctement testés sont les suivant :

- Immigration : $0,18 \pm 4\%$ individus/an ; pas d'immigration de femelle adulte ; pas d'immigration de dos argenté

- Survie : $\pm 30\%$. De telles valeurs de taux de survie maintenues sur le long terme semblent *a priori* irréalistes. Elles ont tout de même été utilisées pour mettre en évidence de potentielles différences de sensibilité du taux d'accroissement de la population aux variations du taux de survie des différentes classes d'âge et de sexe.

L'ensemble de la modélisation a été développée à l'aide de la version 2.11.1 du langage R (R Development Core Team, 2010) (Annexe B).

II. 3) Résultats

II.3. a) Taux de croissance asymptotique intrinsèque de la population de Lokoué

Le taux de croissance asymptotique intrinsèque de la population post-Ebola est donné par la valeur propre réelle dominante de la matrice de Leslie de la période hors-Ebola, en excluant l'immigration (Leslie, 1945 ; Caswell, 2001). Cette valeur propre est 0,854, soit un taux de croissance de la population de -14,6 % sur un pas de temps de un an. Sans immigration, la population de Lokoué serait donc vouée à l'extinction.

II.3. b) Comparaison de la dynamique projetée et des effectifs observés de la population de Lokoué

La dynamique projetée sur 150 ans propose une décroissance lente post-épidémique, ne permettant pas à la population de récupérer son effectif initial. Au cours de l'épidémie, le sex-ratio de la population est inversé ; on retrouve un sex-ratio favorable aux femelles en 100 ans environ (Figure 2).

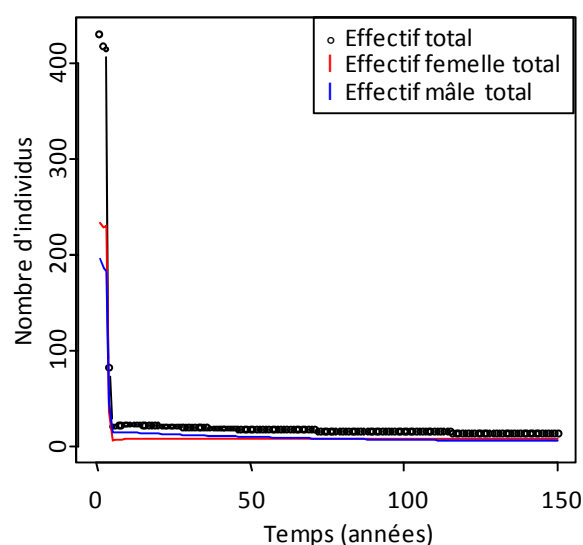


Figure 2 – Dynamique projetée sur 150 ans de la population de Lokoué, à partir des effectifs observés au cours de la première année de suivi

Cette dynamique projetée peut être comparée aux effectifs observés au cours des 10 années de suivi (Figure 3). Avant l'épidémie, les effectifs simulés sont supérieurs aux effectifs observés. L'effet simulé de l'épidémie sur l'effectif de la population est surestimé, tandis que les effectifs simulés post-épidémiques sont équivalents aux effectifs observés.

La comparaison détaillée par classe d'individus (Figure 4) indique que ce sont les valeurs simulées des femelles adultes, des dos argentés, et des enfants qui sont particulièrement responsables de cette surestimation de l'effectif total pré-épidémique. Ceux des subadultes sont quant à eux sous-estimés.

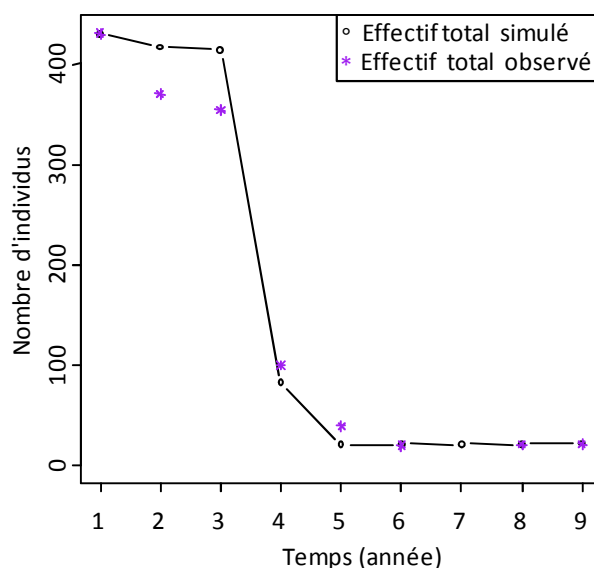


Figure 3 – Comparaison des effectifs totaux simulés et observés entre 2001 et 2010

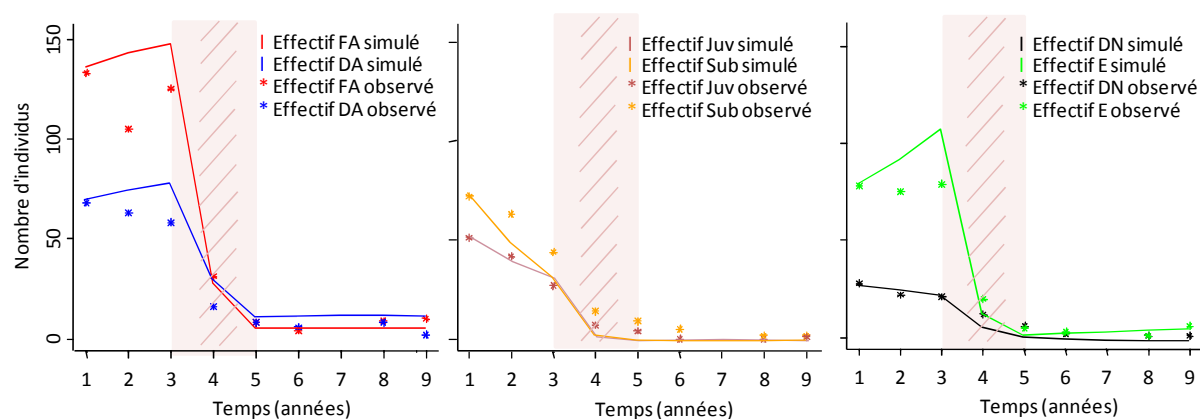


Figure 4 – Comparaison des effectifs simulés et observés par classe, entre 2001 et 2010

FA : femelle adulte ; DA : dos argenté ; Sub : subadulte ; Juv : juvénile ; DN : dos noir ; E : enfant ; zone rosée : période épidémique simulée ; zone hachurée : période épidémique réelle

II.3. c) Dynamique projetée à partir de la dernière année de suivi de la population de Lokoué

À partir des derniers effectifs observés, la dynamique projetée sur 150 ans propose une très brève mais forte croissance de l'effectif total de la population de Lokoué, suivie d'une décroissance menant à ce que la population ait diminué de moitié au bout de ces 150 ans (Figure 5). Les taux La population de Lokoué retrouverait son sex-ratio global, et d'individus matures, pré-épidémiques (1,19 et 1,82, en 32 et 101 ans environ, respectivement).

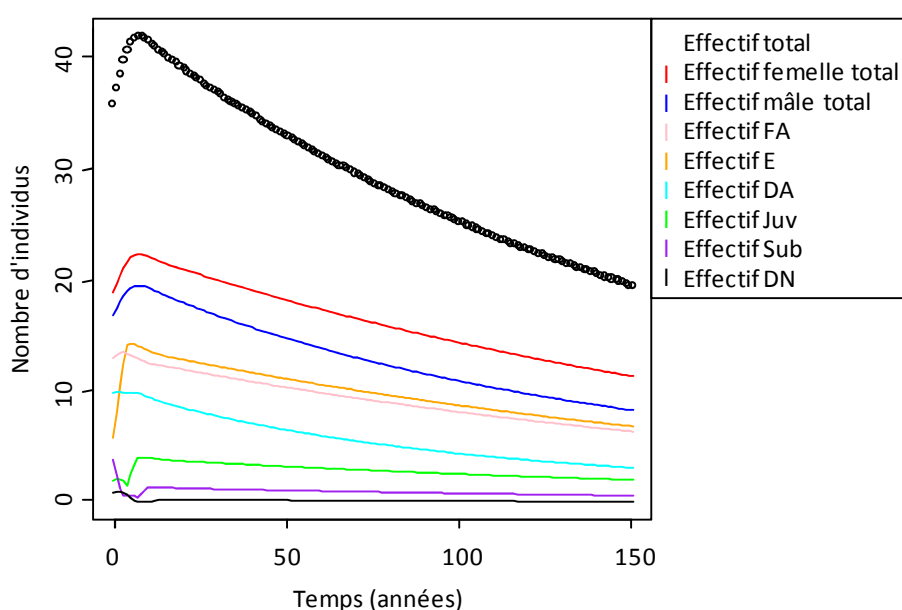


Figure 5 – Dynamique projetée sur 150 ans de la population de Lokoué, à partir des effectifs observés au cours des deux dernières années de suivi

FA : femelles adultes ; E : enfants ; DA : dos argentés ; Juv : juvéniles ; Sub : subadultes ; DN : dos noirs

Sensibilité du modèle à l'immigration

Le modèle est sensible aux variations du taux d'immigration (Figure 6). Une augmentation de 4 % de l'immigration des individus matures permet à la population de croître (courbe verte), tandis qu'une diminution de 4 % accentue sa décroissance (courbe rouge). L'immigration de femelles adultes est indispensable à la croissance de la population (courbes orange et violette).

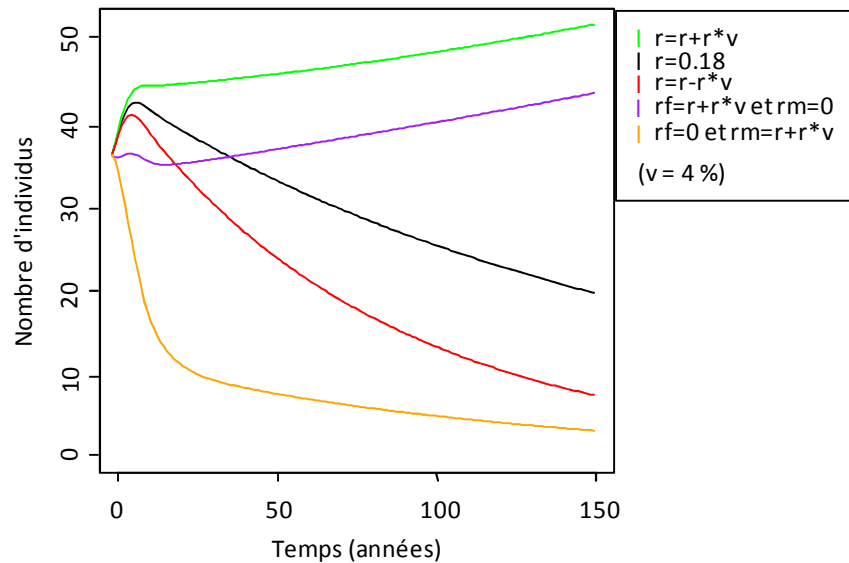


Figure 6 – Effet de la variation de l'immigration sur la dynamique projetée de la population de Lokoué (à partir des effectifs observés au cours des deux dernières années de suivi)

r : taux d'immigration d'individus matures ; r_f : taux d'immigration de femelles adultes ; r_m : taux d'immigration de dos argentés

Sensibilité du modèle à la survie des différentes classes

Le modèle est sensible aux variations du taux de survie des individus, principalement à son augmentation (Figure 7). L'effet est particulièrement marqué pour les individus acteurs de la reproduction, femelles adultes et dos argentés, pour lesquels une augmentation de la survie de 30 % permet à la population de retrouver une croissance positive. En-dessous d'une augmentation de 23 % pour les femelles adultes, et de 25 % pour les dos argentés, sans immigration la population ne retrouve pas une croissance positive. Plus la classe d'âge est jeune plus la variation du taux de survie de ses individus a d'effet sur la croissance de la population, tout en restant modeste.

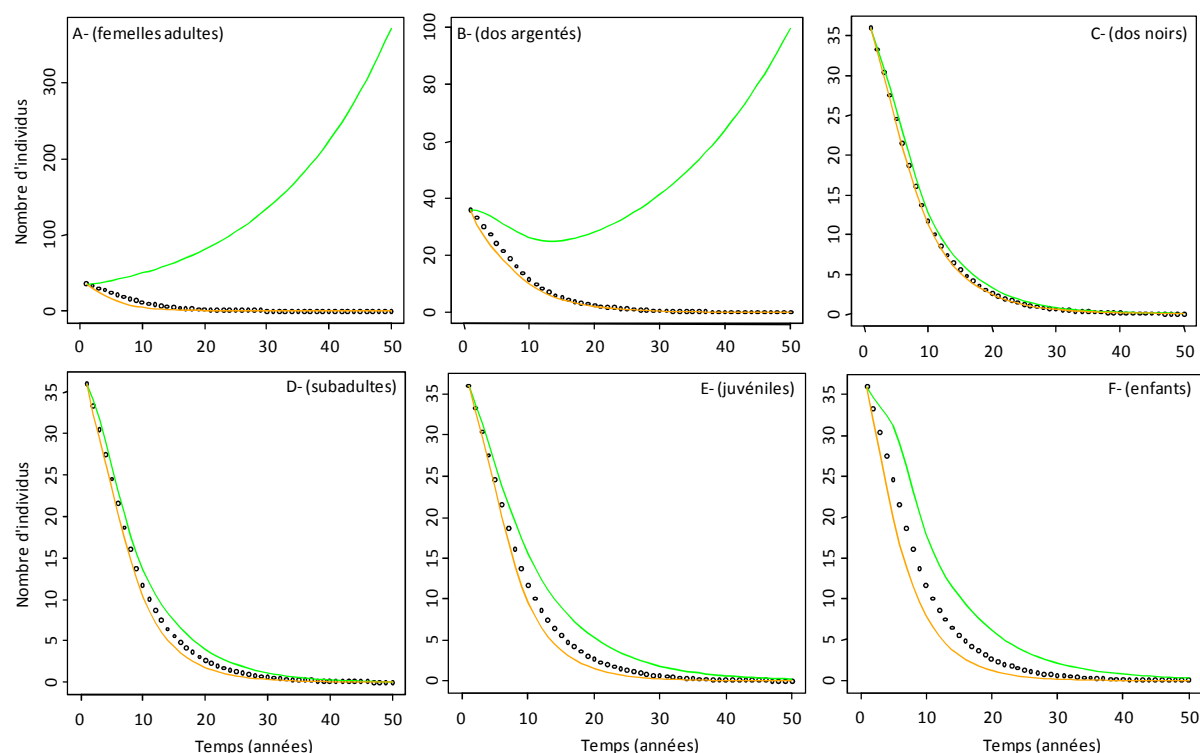


Figure 7 – Effet d’une variation de la survie des différentes classes d’âge et de sexe, sur la dynamique projetée de la population de Lokoué (à partir des effectifs observés au cours des deux dernières années de suivi)

° effectif total sans variation du taux de survie ; courbe verte trait plein : + 30 % ; courbe orange : - 30 %.

II. 4) Discussion

II.4. a) À propos des projections obtenues

L’utilisation fiable de modèles démographiques d’analyse de viabilité de populations est délicate car elle nécessite un certain nombre de paramètres démographiques spécifiques à chaque classe d’individus considérée, paramètres rarement disponibles pour les espèces menacées. Le modèle doit aussi être construit de façon suffisamment réaliste pour pouvoir proposer des projections plausibles. L’interprétation des projections proposées par ces modèles doit donc se faire avec précaution (Bretagnolle, *et al.*, 2004). La *Partie I* de cette étude proposait pour la première fois des estimations de paramètres démographiques d’une population de gorilles de plaine de l’Ouest. Dans cette partie, nous proposons un premier travail de modélisation permettant d’obtenir, grâce à ces estimés, une première projection de la dynamique de la population de Lokoué.

Effectifs simulés versus effectifs observés : fiabilité du modèle

Le modèle déterministe, structuré en âge et en sexe, et hétérogène dans le temps afin de prendre en compte l'impact de l'épidémie à virus Ebola sur la survie et l'immigration des individus (voir [Partie I](#)), ne permet pas d'estimer précisément les effectifs de la population avant et pendant l'épidémie. Les valeurs estimées post-épidémiques sont, elles, comparables aux effectifs observés. Cependant la projection sur 150 ans ne paraît pas réaliste, puisqu'elle propose un sex-ratio favorable aux mâles durant plus de 100 ans, alors que le suivi de la population nous a montré que son sex-ratio était au contraire rapidement redevenu favorable aux femelles (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)). Les erreurs d'estimations constatées pour les périodes avant et pendant Ebola induisent la projection post-Ebola en erreur. Ces erreurs d'estimation et ce sex-ratio inversé pourrait notamment être causé par la non-considération du statut social des dos argentés dans l'impact de l'épidémie sur les taux de survie de ces individus. En effet, les dos argentés vivant en groupe avant Ebola étaient plus nombreux que les solitaires ([Gatti, et al., 2004](#)), et leur taux de survie a été significativement plus affecté pendant Ebola que celui des solitaires (voir [Partie I](#)). Ainsi, en considérant un taux de survie global à ces deux types d'individus, nous surestimons certainement l'effectif des dos argentés post-Ebola.

La projection réalisée à partir des derniers effectifs observés n'étant pas influencée par les erreurs d'estimations précédentes, le résultat obtenu est le plus réaliste.

L'apport d'estimations spécifiques et locales.

Notre projection, réalisée à partir des derniers effectifs observés, et des paramètres de survie, détaillée au niveau de la classe d'âge, de fécondité, et d'immigration, estimés grâce au suivi à long-terme de la population de Lokoué (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#), et [Partie I](#)), permet une première confrontation de nos résultats avec ceux précédemment obtenus par S. Ryan et P. Walsh ([2011](#)). D'après leur projection, ces auteurs proposent une durée de récupération de 131 ans pour une population de 13 gorilles, population post-épidémique estimée suite à une mortalité de 96 % ($N_0 = 320$). Notre projection est bien loin de ce résultat, puisqu'en 150 ans la population de Lokoué ne retrouverait pas une croissance positive et perdrait la moitié de son effectif post-Ebola. Se basant sur les populations de gorilles des montagnes, S. Ryan et P. Walsh ont pris en compte un taux d'accroissement de 3,7 %, ce qui semblait donc être très optimiste.

Sensibilité du modèle à la variation du taux d'immigration et des taux de survie

Dans la [Partie I](#) de cette étude, nous avons pu mettre en évidence l'impact de l'épidémie à virus Ebola sur certains paramètres démographiques de la population. Cette seconde partie pourrait,

elle, souligner l'importance de cet impact, en mettant en évidence la sensibilité du modèle et donc de la récupération de la population aux variations de ces paramètres, l'immigration d'individus matures et la survie.

Le rôle de l'immigration dans la récupération de la population de Lokoué a déjà été mis en évidence dans le Chapitre 2 (Genton, *et al.*, 2012) et la Partie I de cette étude. Ici, nos projections confirmeraient une grande sensibilité du modèle à une variation du taux d'immigration d'individus matures, particulièrement de femelles adultes. Or, celles-ci ont été particulièrement touchées par l'épidémie (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012). Le gorille étant polygyne, il faudra d'autant plus de temps à la population pour retrouver un sex-ratio d'individus matures équivalent à celui pré-épidémique (à Lokoué : 0,55 ; Gatti, *et al.*, 2004). L'immigration de cette classe d'individus, porteuse de la reproduction, est donc essentielle en premier lieu. Si l'immigration peut aider la récupération de la population, et ainsi en faciliter la résilience, un manque d'immigration pourrait aussi l'empêcher de se rétablir. Chez le gorille de plaine de l'Ouest, les deux sexes dispersent, les mâles pouvant disperser sur de longues distances (Douadi, *et al.*, 2007). Les espèces ayant de bonnes capacités de dispersion sont notamment avantagées dans un contexte de destruction de l'habitat, puisque pouvant plus facilement coloniser d'autres zones, et ainsi persister plus longtemps (Loehle et Li, 1996 ; Tilman, *et al.*, 1997 ; Malanson, 2002 ; e.g. *Bufo calamita*, Sinsch, 1992). De la même façon, la théorie des métapopulations permet aux biologistes de la conservation d'envisager la conservation de certaines espèces dans des habitats fragmentés en maintenant une balance entre taux d'extinction et taux de colonisation (Brown et Kodric-Brown, 1977 ; Hanski et Gilpin, 1991 ; Heard, *et al.*, 2012). Ainsi, tant que Lokoué et sa population présenteront des caractéristiques attrayantes pour ces individus (qualité de l'habitat, potentiel reproducteur, notamment), cette capacité de dispersion sera un avantage pour la récupération de la population. Cependant, un facteur limitant de l'immigration pourrait aussi être le manque de populations sources aux alentours de Lokoué, du fait d'un impact de l'épidémie étendu à ces zones périphériques (voir Discussion Chapitre 2). La sensibilité du modèle à l'immigration souligne à quel point un impact géographiquement large du virus Ebola pourrait constituer un risque pour les populations affectées, non seulement immédiat, mais aussi à plus long-terme.

Les projections effectuées mettent en évidence une forte sensibilité du modèle à la variation du taux de survie des individus matures, notamment des femelles adultes. Ce résultat est cohérent pour une espèce à longue maturation et faible taux de fécondité, où la disparition de quelques individus matures aura un effet important sur la production de jeunes et donc sur le taux de croissance de la population (e.g. ongulés, Komers et Curman, 2000). Le gorille étant polygyne, l'effet

est moins important pour les mâles matures dont une proportion moindre est impliquée dans la reproduction. L'importance d'un bon taux de survie des adultes pour la croissance de la population a aussi été mis en évidence chez le Diable de Tasmanie (Bradshaw et Brook, 2005) et le sifaka de Verreaux (Lawler, *et al.*, 2009). Comme cela a déjà pu être montré concernant la survie des jeunes de moins de un an de merle à plastron (*Turdus torquatus* ; Sim, *et al.*, 2010), nos projections mettent aussi en évidence l'intérêt que pourrait avoir un bon taux de survie des enfants (< 4 ans).

D'après notre modèle, il faudrait une augmentation de plus de 20 % des taux de survie des individus matures pour retrouver un taux d'accroissement positif de la population. Une augmentation des taux de survie des individus peut être observée *via* un effet de densité-dépendance, suite à une diminution de la densité de la population (*e.g.* Frederiksen et Bregnballe, 2000 ; Amundson et Arnold, 2011). Mais, premièrement, cela laisse supposer que la population de Lokoué était au niveau de la capacité de charge de son environnement avant l'épidémie, ce que nous ne pouvons définir ; et, deuxièmement, nous n'avons pas constaté, six ans après l'épidémie, un tel effet (voir Partie I). Une telle augmentation semble donc être irréaliste. Cependant, les projections avec variation des taux de survie ont été réalisées avec un modèle n'incluant pas d'immigration. Ainsi, « l'effort demandé » aux taux de survie des individus matures est très certainement surestimé. Par ailleurs, dans l'estimation de ces taux de survie, nous confondons mortalité et émigration des individus. Si l'on considère que les individus émigrés seront peut-être finalement revus dans la population à plus long-terme que nos périodes d'étude, nous sous-estimerions alors nos taux de survie et donc le taux d'accroissement de la population. La dynamique à long-terme de la population et le rôle que peuvent jouer, pour l'accroissement de la population, des individus fréquentant peu la saline restent à définir et évaluer, ce qui permettrait de préciser les analyses de viabilité de la population.

Le troisième paramètre démographique de notre modèle qui pourrait jouer sur le taux d'accroissement de la population est la fécondité. La population de Lokoué n'a pas montré de baisse, ni de hausse de compensation, de la fécondité depuis l'épidémie (voir Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012). Rien ne nous permet d'envisager une baisse de la fécondité à l'avenir. Le taux observé dans la population post-Ebola et utilisé dans notre projection est élevé (0,375), comparé aux taux observés dans les populations de Mbeli et de Lossi (respectivement 0,198 et 0,18 ; Robbins, *et al.*, 2004). Nous pouvons donc difficilement prédire une amélioration du taux d'accroissement de la population de Lokoué *via* une augmentation de son taux fécondité.

À des fins de conservation, la sensibilité du modèle aux taux d'immigration des individus matures et à leur taux de survie démontrerait l'importance de protéger des zones larges, permettant une dynamique source-puit, ainsi que de continuer à lutter contre les menaces telles que la déforestation et la chasse afin de favoriser les taux de survie des individus. Lutter contre la chasse est un axe d'autant plus important que cette activité touche aussi les individus reproducteurs. Par ailleurs, la sensibilité du modèle aux variations de ces paramètres démographiques appuie sur l'importance de la précision de leur estimation pour obtenir une projection la plus juste.

II.4. b) Quelles perspectives d'amélioration ?

Le modèle démographique présenté dans cette étude constituera une base à de futurs développements. Nous discutons ici quelques perspectives d'amélioration, qui pourraient permettre d'aboutir à des projections plus réalistes.

S. Ryan et P. Walsh (Ryan et Walsh, 2011) incluaient une capacité de charge, à leur modèle, basée sur des estimations faites pour les gorilles de montagne. Rien ne nous permet actuellement d'estimer ce paramètre pour la population de gorilles de plaine de l'Ouest de la zone de Lokoué, ni de façon plus générale à l'espèce. De plus, la prise en compte d'un tel paramètre serait sans intérêt dans notre modèle si nous confirmions le taux d'accroissement négatif obtenu par cette première projection.

Par simplification de notre modèle matriciel, nous n'avons pas inclus la sénescence des individus dans cette première modélisation. Les individus matures restent donc dans la population jusqu'à ce que la multiplication, à chaque pas de temps, de leur taux de survie les amène à mourir. Nous surestimons donc la longévité de ces individus et le nombre de leurs descendants, ce qui conduit à surestimer, dans une proportion indéterminée, la croissance de la population. Dans nos prochains modèles, nous pourrions introduire un détail de plusieurs classes de mâles et femelles matures nous permettant, en leur associant des taux de survie de plus en plus faibles (mais difficiles à estimer précisément), de tenir compte de la sénescence des individus (longévité d'environ 35 ans).

Les taux d'immigration utilisés pourraient être affinés. Nous savons que les mâles et les femelles ont des capacités de dispersion différentes, les mâles pouvant disperser sur de plus grandes distances (Stokes, *et al.*, 2003 ; Douadi, *et al.*, 2007). Nous pourrions donc dans un premier temps évaluer les taux d'immigration séparément pour les femelles et les mâles adultes, en utilisant la

même méthodologie que présentée dans la [Partie I](#) de ce chapitre (modèle de Pradel ; [Pradel, 1996](#)), et les distinguer dans notre modèle. Par ailleurs, la régulation de l'immigration pourrait être moins stricte qu'actuellement ($r_f = r$ et $r_m = 0$, ou $r_f = 0$ et $r_m = r$), en intégrant par exemple un facteur de proportionnalité entre l'immigration et le sex-ratio d'individus matures de la population ($r_f = k_f \cdot DA/FA$ et $r_m = k_m \cdot FA/DA$). Les subadultes femelles pouvant rejoindre des dos argentés pour de futures reproductions (1 cas observé dans la population de Romani, [Chapitre 4](#)), il serait peut-être intéressant d'inclure les subadultes femelles de dernière année dans l'effectif femelle de ce ratio. Malgré tout, il sera difficile d'évaluer précisément la relation liant immigration et sex-ratio de la population. Nous occultons ici l'immigration d'individus immatures. Bien que de moindre importance

que celle des individus matures et potentiellement reproducteurs, il sera toujours intéressant de l'estimer et de l'inclure dans notre modèle. Enfin, nous avons montré un effet deux ans après Ebola de l'épidémie sur l'immigration, moindre qu'avant Ebola, des individus non-reproducteurs (solitaires ou appartenant à un groupe non-reproducteur). Cet effet n'est pas trouvé pour les individus reproducteurs (voir [Partie I](#)). Il serait donc intéressant de différencier aussi les taux d'immigration de ces deux types d'individus.

Cette dernière remarque, et le fait que le modèle actuel ne prenne pas en compte la différence de survie des individus vivant en groupe et des solitaires durant Ebola, nous amène à proposer d'inclure la structure sociale du gorille de plaine de l'Ouest dans le modèle. L'importance de la prise en compte de la structure sociale des populations dans leur analyse de viabilité a déjà été montrée concernant les populations de loups ([Vucetich, et al., 1997](#)) et de marmottes ([Grimm, et al., 2003](#)). Dans notre cas, les groupes non-reproducteurs sont peu représentés par rapport aux groupes reproducteurs au sein d'une population non-affectée par Ebola (8,8 % vs. 41,8 %, dans les populations de Lokoué avant Ebola ([Gatti, et al., 2004](#)) et de Romani première période d'étude ([Chapitre 4](#))) ; et les individus appartenant à ces deux types d'unités présentent les même taux de survie pendant Ebola. Par simplification, la structure sociale de la population pourrait donc être résumée à la différenciation des individus vivant en groupe (reproducteur ou non) et des solitaires.

La [Figure 8](#) représente le modèle incluant l'ensemble de ces perspectives d'amélioration : prise en compte de deux statuts sociaux pour les mâles adultes (vivant en groupe ou solitaire) et des changements de statut pouvant avoir lieu, et prise en compte du taux d'immigration de chaque classe d'âge, de sexe et statut social.

$$\begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_p \\ n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_p \\ n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_u \\ n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_{u'} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} r_0 & . & . & ff & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ p_0 & \dots & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & \dots & r_{p-1} & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & p_{p-1} & p_p+r_p & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ \hline . & . & . & fm & r_0 & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & p_0 & \dots & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & \dots & r_{q-1} & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & p_{q-1} & r_q & . & . & . & . & . & . \\ \hline . & . & . & . & . & . & . & p_q- & r_0 & . & . & . & . & . \\ & & & & & & & d_q & & & & & & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & p_0- & . & . & . & . & . \\ & & & & & & & & d_0+d_{0'} & \dots & & & & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & \dots & r_{u-1} & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & p_{u-1}-d_{u-1} & . & . & . \\ & & & & & & & & & & +d_{u'-1} & p_u+r_u+d_{u'} & . & . \\ \hline . & . & . & . & . & . & . & d_q & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & d_0 & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & \dots & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & d_{u-1} & d_u & . & . \\ \hline . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . & . \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_p \\ n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_p \\ n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_u \\ n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_{u'} \end{pmatrix}$$

Figure 8 – Représentation matricielle du modèle incluant les propositions d'amélioration

Chaque « . » représente un 0 ; p_x : survie d'individus de la classe x ; r_x : immigration d'individus de la classe x ; d_x : changement de statut (de groupe vers solitaire ou de solitaire vers groupe) d'individus de la classe x ; p : classes de femelles ; q : classes de mâles immatures ; u : classes de mâles adultes vivant en groupe ; u' : classes de mâles adultes solitaires ; ff : fécondité femelle ; fm : fécondité mâle ; n_x : effectif de la classe x

Il serait aussi intéressant de mettre en place un niveau supérieur de structuration du modèle permettant de modéliser une dynamique inter-populationnelle. Un modèle de type métapopulation (Levins, 1969) pourrait être construit en reproduisant plusieurs fois le même modèle, les uns les autres s'alimentant par le biais de migrations inter-populationnelle. Du fait de l'attraction particulière de la saline Lokoué pour les gorilles (Levréro, 2005), on pourrait aussi imaginer que la population de Lokoué soit au centre d'un modèle de type « continent-îles » (MacArthur et Wilson, 1963). Le choix d'un modèle de migration appellera une meilleure connaissance de la dynamique spatiale des gorilles et de leur présence actuelle dans les zones périphériques à Lokoué ; ce choix devra certainement faire l'objet d'une réflexion approfondie. La réalisation d'un tel modèle permettrait d'étudier l'effet de différentes densités et fragmentation des populations des zones périphériques sur la dynamique projetée de la population de Lokoué.

Enfin, notre rapide analyse de sensibilité devrait être complétée par une analyse d'élasticité des éléments de la matrice, afin d'évaluer les effets relatifs d'une variation proportionnelle de chaque paramètre démographique utilisé sur le taux de croissance asymptotique de la population

(Benton et Grant, 1999 ; de Kroon, *et al.*, 2000 ; Heppell, *et al.*, 2000a). Cette analyse nous permettrait d'évaluer l'importance de ces variations pour le maintien de la population, et donc la sensibilité de cette dernière aux stochasticités démographique et environnementale. Selon les résultats obtenus, il pourra être intéressant de rendre stochastique notre modèle.

Notre projection actuelle ne permet pas de conclure à la récupération de la population d'ici 150 ans, ce qui met en évidence le risque à long-terme que représente le virus Ebola pour la persistance d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest. C. Rizkalla *et al.* (2007) estiment que, même sans pression de chasse et quel que soit le taux épidémique, les populations de gorilles ne pourraient pas persister face à une pression d'épidémie à virus Ebola. La longue maturation et la faible fécondité, donc le faible taux de croissance des populations, ne permettrait pas à ces populations de faire face à plusieurs épidémies. Chaque épidémie annihilerait la récupération effectuée depuis l'épidémie précédente, comme cela a été montré chez le mouton dans le cas d'un fort risque épidémique (Cahn, *et al.*, 2011). La priorité revient donc à gérer le risque épidémique. Or, sans une bonne connaissance des conditions d'émergence et de propagation de la maladie (Feldmann, *et al.*, 2004 ; Groseth, *et al.*, 2007 ; Grard, *et al.*, 2011) et sans réelle possibilité de protéger les populations immunologiquement (Ryan et Walsh, 2011 ; Fausther-Bovendo, *et al.*, 2012), il est encore très difficile de gérer le risque d'épidémie à virus Ebola, notamment dans les populations sauvages. À l'avenir, avec les apports de l'épidémiologie et une meilleure connaissance de l'influence de la densité et de la structure de la population sur l'émergence et le taux de transmission du virus Ebola, un modèle démographique réaliste, tel que nous en proposons les bases dans ce chapitre, permettrait de simuler l'émergence de nouvelles épidémies, et d'en conditionner l'impact sur les taux de survie des individus. Il pourrait alors servir d'outil d'aide à la décision concernant de potentiels plans de gestion du risque épidémique (*e.g.* Haydon, *et al.*, 2002).

CHAPITRE 4

-

**La population de Romani : Prise entre deux feux et néanmoins saine.
Mise en évidence de l'hétérogénéité spatiale des épidémies à virus Ebola,
à l'échelle du Parc National d'Odzala-Kokoua (Rép. du Congo)**

*« Toute connaissance est une
réponse à une question. »*

Gaston Bachelard

- CHAPITRE 4 -

LA POPULATION DE ROMANI :

PRISE ENTRE DEUX FEUX ET NEANMOINS SAINES – MISE EN EVIDENCE DE L'HETEROGENEITE SPATIALE DES EPIDEMIES A VIRUS EBOLA A L'ECHELLE DU PARC NATIONAL D'ODZALA-KOKOUA (Rép. du Congo)

I - INTRODUCTION

Les conditions d'émergence et de propagation des maladies infectieuses sont relativement bien connues chez l'humain et l'animal domestique (Daszak, *et al.*, 2000 ; Anyamba, *et al.*, 2010 ; Lai, 2011). Les veilles sanitaires et épidémiologiques concernant la faune sauvage sont beaucoup moins développées, et il est souvent difficile de réunir suffisamment de données permettant de mettre en évidence l'écologie des pathogènes incriminés.

Le mode d'émergence et de propagation du virus Ebola dans les populations sauvages n'est qu'en partie élucidé. Une première hypothèse propose une persistance locale du virus dans une espèce réservoir à partir de laquelle les espèces sensibles se contaminent (Leroy, *et al.*, 2004a ; Leroy, *et al.*, 2004b ; Wittmann, *et al.*, 2007 ; Grard, *et al.*, 2011). Cette hypothèse a tout d'abord été étayée par le fait que, malgré une grande stabilité génétique du virus (Rodriguez, *et al.*, 1999 ; Leroy, *et al.*, 2002), des carcasses de grands primates échantillonnées lors des épidémies du début des années 2000 au Gabon et en République du Congo avaient été infectées par 11 souches différentes du virus. Ce résultat ne pouvait donc pas être le fait d'une diffusion d'une même souche virale, mais plutôt de multiples introductions (Leroy, *et al.*, 2004a). Cette stabilité annoncée du virus a rapidement été remise en cause par P. Walsh *et al.* (2005), qui basaient au contraire leur propre hypothèse de propagation sur la mise en évidence d'un lien génétique ancêtre-descendant entre les différentes souches virales impliquées dans les épidémies. Très proches génétiquement, ces souches montraient une divergence croissante dans le temps et l'espace, tel qu'observé dans les cas de propagations spatiales (Walsh, *et al.*, 2005 ; Biek, *et al.*, 2006). Ces auteurs proposaient donc une introduction du virus suivie d'une diffusion multidirectionnelle au sein des populations sensibles (Walsh, *et al.*, 2005 ; Biek, *et al.*, 2006 ; Walsh, *et al.*, 2007). L'hypothèse d'une transmission primates-primates pouvant permettre la diffusion et l'amplification des épidémies à virus Ebola (Caillaud, *et al.*, 2006 ; Walsh, *et al.*, 2007) fut appuyée par la mise en évidence de comportements pouvant favoriser la transmission du virus au sein des unités de gorilles, ainsi qu'entre gorilles et

chimpanzés (Walsh, *et al.*, 2007) : examiner et rester à proximité (< 1 m) d'une carcasse, examiner et goûter des fruits testés par d'autres individus précédemment. Dans le même temps, de nouvelles données génétiques révélèrent que les épidémies du début des années 2000 au Gabon et en République du Congo n'avaient pas été causées par des descendants génétiques du virus initialement émergé. Elles impliquaient au contraire une nouvelle lignée génétique du virus Ebola Zaïre. La divergence entre ces deux lignées était estimée avoir eu lieu au moment des premières épidémies humaines, en 1976, confortant alors l'hypothèse de l'émergence multiple du virus à partir d'un réservoir naturel (Wittmann, *et al.*, 2007). Dernièrement, la mise en évidence d'une troisième lignée, responsable des deux dernières épidémies (Luebo, Rép. du Congo, 2007 et 2008), appuyait encore cette hypothèse (Grard, *et al.*, 2011). De plus, la première évidence d'une connexion épidémiologique entre une épidémie humaine à virus Ebola et les espèces de chauve-souris *Hypsignatus monstrosus* et *Epomops franqueti* a été établie lors de l'épidémie de 2007 (Leroy, *et al.*, 2009). Ces espèces étaient déjà connues comme porteuses du virus et potentiels réservoirs (Leroy, *et al.*, 2005). Faisant partie des espèces locales à Luebo, elles sont soupçonnées avoir servi de réservoir et ainsi permis la persistance locale de la souche virale impliquée dans les deux épidémies, entre les deux émergences (Grard, *et al.*, 2011). La persistance du virus généralisée au bloc forestier d'Afrique Centrale et antérieure aux épidémies des années 2000 avait déjà été proposée à la suite d'une étude sérologique (Leroy, *et al.*, 2004b).

Nous nous intéressons ici spécifiquement aux populations de gorilles de plaine de l'Ouest. Deux populations sont connues pour avoir subi une épidémie à virus Ebola. La population du Sanctuaire de Lossi (Rép. du Congo) a été affectée en 2002 et 2003 (Rouquet, *et al.*, 2005) et la population de Lokoué (Parc National d'Odzala-Kokoua (PNOK), Rép. du Congo) a été affectée en 2004 (Caillaud, *et al.*, 2006) (Figure 1). Par ailleurs, en mai 2004, la population de Maya Nord, située à 52 km au Nord de Lokoué, montrait une réduction drastique de ses effectifs (Douadi, 2004). Cependant, le statut épidémiologique de cette population est encore indéterminé (Figure 1). L'impact du virus Ebola sur la population de gorilles à l'échelle du PNOK reste indéfini. La connaissance du mode de propagation du virus Ebola pourrait favoriser l'évaluation de l'étendue des zones affectées par une épidémie. Par exemple, selon l'hypothèse d'un front de propagation, une propagation de l'épidémie du Sanctuaire de Lossi vers Lokoué ferait craindre une atteinte très large de la population de gorilles à l'échelle du PNOK ; tandis que l'hypothèse des émergences multiples laisserait envisager un impact plus hétérogène. Cette évaluation est importante d'un point de vue de la biologie de la conservation, car permettrait de mieux estimer les effectifs touchés et les capacités

de récupération des populations affectées, suivant qu'elles puissent ou non bénéficier de populations sources avoisinantes (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012).

Les données recueillies sur la population de Lokoué ont permis une première analyse statistique mêlant analyse de données de capture-recapture et modèles épidémiologiques (Caillaud, *et al.*, 2006). Cette première étude n'aboutissait pas à une discrimination entre les deux modèles de propagation du virus, et montrait donc que, contrairement à ce qui était supposé (Leroy, *et al.*, 2004a ; Rouquet, *et al.*, 2005), une propagation par diffusion au sein des populations sensibles restait possible malgré l'extrême virulence d'Ebola Zaïre. Seules des barrières physiques au contact primate-primate, telles que de larges rivières, ont été proposées comme pouvant inhiber un potentiel front de propagation (Walsh, *et al.*, 2005).

De part sa position géographique (Figure 1), la connaissance du statut épidémiologique de la population de Romani nous apportera une pièce supplémentaire au puzzle visant à comprendre le mode de propagation du virus Ebola. Si la propagation du virus s'est faite du Sanctuaire de Lossi vers Lokoué selon un front de diffusion Sud/Nord-Est tel que proposé par P. Walsh *et al.* (2005), on s'attend à ce que la population de Romani ait aussi été affectée par le virus, que les rivières principales agissent comme barrière écologique ou non (Figure 1). Au contraire, selon l'hypothèse d'émergences locales multiples, la population de Romani aurait pu être épargnée. Comme nous l'avons montré précédemment (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012), les populations de gorilles affectées par Ebola présentent les caractéristiques démographiques suivantes : faible proportion d'individus vivant en groupes, faible taille des groupes reproducteurs et du nombre de femelles adultes qu'ils incluent. La structure démographique de cette population sera comparée à celle de Lokoué avant et après épidémie afin de confirmer ou d'infirmer le passage récent d'une épidémie à virus Ebola. La dynamique de cette population sera détaillée et ses caractéristiques comparées au regard de celles de la population de Lokoué aux différentes périodes pré- et post-épidémiques. Les divergences éventuelles entre les deux populations seront discutées en relation avec notre connaissance de l'histoire des épidémies.

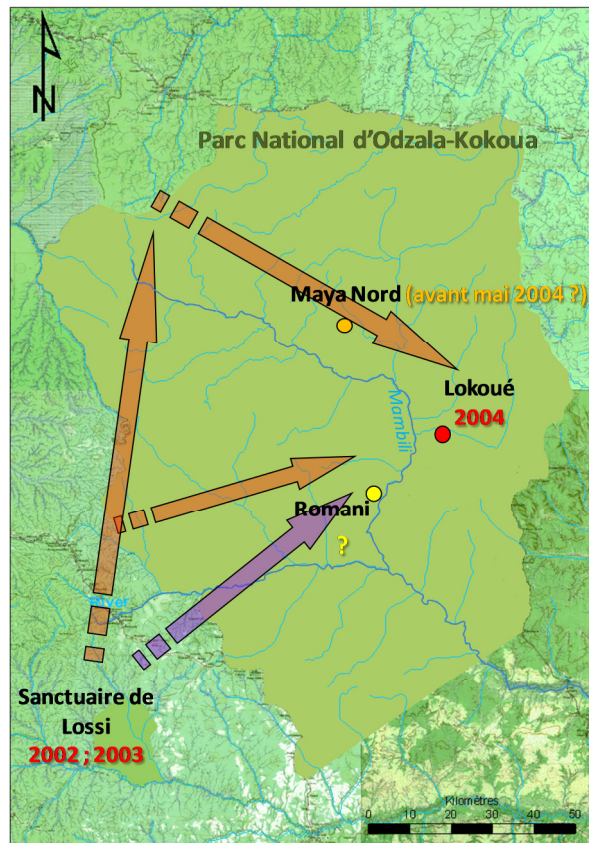


Figure 1 – Localisation des populations de gorilles de plaine de l'Ouest affectées (rouge) ou potentiellement affecté (orange) par le virus Ebola, et de la population Romani (jaune) au sein du PNOK

Les dates indiquent les années d'épidémies (rouge), ou d'épidémie supposée (orange). Les flèches représentent les fronts de propagation supposés selon l'hypothèse de P. Walsh *et al.* (Walsh, *et al.*, 2005), selon que les rivières agissent comme barrières (rouge) ou non (violet).

II - MATERIELS ET METHODES

II. 1) Sites et périodes d'étude

Les deux populations de gorilles étudiées visitaient respectivement les salines Lokoué (00°54'23"N, 15°10'33"E) et Romani (00°41'28"N ; 14°53'31"E) localisées dans le Parc National d'Odzala-Kokoua (voir Chapitre 1, II-2 et II-3). Elles sont distantes de 25 km et séparées par la large rivière Mambili (Figure 1).

Nous avons pris en compte l'ensemble des données recueillies sur les populations de Lokoué et de Romani par les différents chercheurs entre 2001 et 2010. Une première période d'étude

concerne la population de Lokoué avant Ebola (LBE). Deux autres périodes d'étude permettent de définir la population de Lokoué deux ans (LAE1) et six ans (LAE2) après Ebola. En parallèle de ces deux dernières périodes, deux périodes d'étude concernent la population de Romani (R1 et R2) (Tableau I).

D'après les courbes cumulatives du nombre d'unités différentes de gorilles observées au cours des périodes d'étude (Figure 2 ; voir Figure S1 - Chapitre 2 pour Lokoué), nous pouvons supposer que ces deux périodes étaient assez longues pour nous permettre d'étudier les changements de composition et la dynamique de la population visitant la saline Romani.

Tableau I – Durée d'observation et présence des gorilles sur les salines Lokoué et Romani, à chaque période

Périodes d'étude			Observation		Présence de gorille	
			Nombre de jours	Nombre d'heures	% des jours	% des heures
Lokoué	« LBE »	04-2001 à 09-2003	380	3668	94,5	45,0
	« LAE1 »	12-2004 à 05-2006	344	3110	41,3	12,4
	« LAE2 »	06-2008 à 04-2010	253	2145	22,9	4,6
Romani	« R1 »	02-2005 à 05-2006	287	2088	62,7	20,7
	« R2 »	06-2008 à 04-2010	307	2767	48,2	9,4

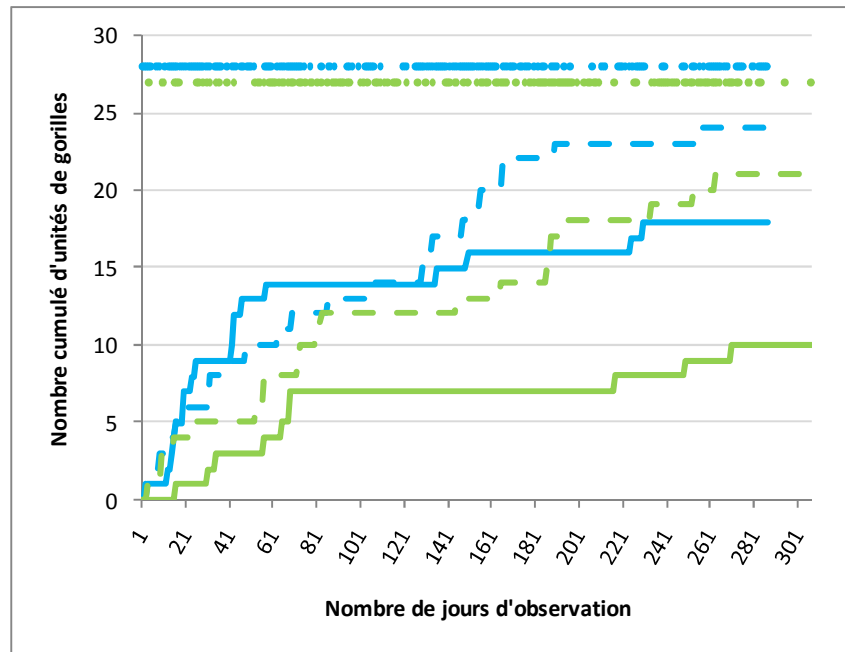


Figure 2 – Effectif cumulé d’unités différentes de gorilles observées au cours des deux périodes d’étude

Vert : période R1 ; bleu : période R2 (détails dans [Tableau I](#)) ; trait plein : groupes ; tirets : solitaires ; lignes de points : présence (point) ou absence (rien) de gorille sur la saline. Aucune de ces courbes n’atteint un plateau du fait de l’immigration continue de nouvelles unités.

II. 2) Obtention des données

Quelques gorilles n’ont pu être identifiés lorsqu’ils étaient observés à de grandes distances, dans la brume matinale, ou lorsque leur visite était trop brève ([Tableau II](#)). Ces observations ont été exclues des analyses. Aucun type d’unité sociale n’a été significativement moins identifié qu’un autre (LBE : 31 groupes et 33 solitaires non identifiés ; $\chi^2 = 2,258$, $dl = 1$, $p = 0,133$ ([Levréro, 2005](#)) ; LAE1 : 2 groupes et 6 solitaires non identifiés ; $\chi^2 = 0,092$, $dl = 1$, $p = 0,761$; R1 : 4 groupes et 20 solitaires non identifiés ; $\chi^2 = 3,148$, $dl = 1$, $p = 0,076$; R2 : 6 groupes et 9 solitaires non identifiés ; $\chi^2 = 0,002$, $dl = 1$, $p = 0,966$).

Tableau II – Pourcentage des unités de gorilles non identifiées parmi les unités observées sur chaque saline, selon les périodes d'étude

	LBE	LAE1 R1	LAE2 R2
Lokoué	6,4	3,5	0
Romani	-	4,7	4,9

LBE : Lokoué avant Ebola : 2001-2002 ; LAE1 : Lokoué 2 ans après Ebola : 2005-2006 ; LAE2 : Lokoué 6 ans après Ebola : 2008-2010 ; R1 : Romani 2005-2006 ; R2 : Romani 2008-2010 (détails dans [Tableau I](#))

Les données ont été obtenues selon la même méthodologie pour les populations de Lokoué et de Romani. Pour la facilité de lecture, nous en rappelons ici le cadre et les définitions clés (voir Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#) pour les détails). Les populations de gorilles étudiées se composent de l'ensemble des gorilles ayant visité la saline concernée, pendant une période d'étude donnée. Au cours des observations, chaque gorille était individuellement identifié, ainsi que son sexe si possible, sa classe d'âge, le type d'unité sociale dont il faisait partie et l'identité de cette unité sociale (voir [Chapitre 1](#)). Le processus d'identification était répété à chacune des visites de gorilles. Chaque départ ou arrivée au sein d'une unité était répertorié, ainsi que les unités d'origine ou de destination des migrants, si connues (cas des *transferts* entre unités). La structure de chaque population a été déterminée en prenant en compte la composition de chaque unité telle qu'elle a été observée lors de sa dernière visite sur la saline pour chaque période. Un individu était considéré « *immigrant* » lorsqu'il était nouvellement observé dans la population au cours d'une période d'étude, et alors qu'il n'avait jamais été observé au cours des périodes précédentes. À l'inverse, un individu était considéré « *émigrant* » lorsqu'il n'était pas observé au cours d'une période jusqu'à la fin de l'étude, alors qu'il était connu auparavant. Son sort est alors inconnu (émigré ou mort). Un enfant qui disparaît alors que sa mère est toujours observée est présumé mort du fait de sa dépendance à sa mère pour l'allaitement et le transport. Comme définis par Gatti *et al.* (2004) et repris dans l'étude présentée Chapitre 2 ([Genton, et al., 2012](#)), le terme « *adulte* » comprend les classes d'âge au-delà de 10 ans, donc les mâles et femelles matures, et les dos noirs. Le terme « *immatures* » représente les classes d'âge inférieur.

Le taux de natalité a été calculé en divisant le nombre de naissances observées durant la période d'étude par le nombre de « femelle adulte-années » (e.g. une femelle adulte avec trois mois d'écart entre sa première et sa dernière observation durant la période d'étude compte pour 0,25 femelle adulte-années).

II. 3) Analyses statistiques

Les comparaisons des caractéristiques démographiques des populations de Romani entre les deux périodes d'étude de cette population (R1 et R2), permettaient de connaître leur évolution. Les comparaisons des caractéristiques démographiques des populations de Romani, pour chaque période R1 et R2, avec celles de la population de Lokoué pré-Ebola (LBE), permettaient de comparer les populations de Romani à une population saine. Les comparaisons de ces mêmes caractéristiques avec celles de la population de Lokoué post-Ebola (distinctement LAE1 et LAE2), permettaient de comparer les populations de Romani à des populations ayant été affectées par Ebola et étant en cours de récupération.

Les analyses statistiques ont été conduites selon la même méthodologie que lors de l'étude de la population de Lokoué (Chapitre 2 : [Genton, et al., 2012](#)). Cette méthodologie est ici simplement reprise en français. Des modèles linéaires généralisés (glm) de la famille « quasi » (utilisant la méthode que quasi-vraisemblance) et avec une variance proportionnelle au cube de la moyenne ont été utilisés pour comparer la taille des groupes reproducteurs, et le nombre de femelles adultes qu'ils comprennent, entre les différentes périodes/sites d'étude. La famille « quasi » a été utilisée pour prendre en compte la surdispersion de ces variables. Des glm de la famille binomiale, avec une fonction de lien *logit*, ont été utilisés pour comparer les proportions de « immatures plus femelles adultes » par rapport aux mâles adultes, le sex-ratio des individus matures (femelles/mâles), la proportion d'individus vivant en groupe par rapport aux solitaires, les taux de natalité, le nombre moyen d'enfants par femelle adulte. L'effet de la période/site d'étude sur la proportion d'individus vivant en groupe a été testé avec un glm de la famille binomiale, en codant la variable en 1 pour les individus vivant en groupe et 0 pour les solitaires.

L'effet de la période d'étude sur les différentes variables a été testé à l'aide d'analyses de déviance utilisant des tests *F* (modèles de famille « quasi ») et des tests du χ^2 (modèles de famille binomiale). Le seuil de significativité pris en considération était 0,05. Lorsqu'un test *F* était significatif, un test *post-hoc* de comparaisons multiples était effectué à l'aide de la fonction `adjust.esticon()` ([Hervé, 2011](#)) et la correction de Bonferroni était prise en compte. Lorsqu'un test du χ^2 était significatif, un test *post-hoc* de comparaisons multiples était effectué à l'aide de la fonction

pairwise.prop.test() (R Development Core Team, 2010). Dans le cas où le test *post-hoc* était non significatif alors que l'analyse de déviance l'était, nous avons considéré que la différence entre les deux valeurs extrêmes de la variable testée était significative. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R, version 2.11.1 (R Development Core Team, 2010) (Annexe A).

III - RESULTATS

III. 1) Structure de la population de Romani et comparaisons avec la population de Lokoué avant et après les épidémies à virus Ebola

Les populations observées à Romani en périodes R1 et R2 comprenaient respectivement 148 et 105 individus pour un nombre d'unités ayant varié de 44 à 31. Pour un effort d'échantillonnage comparable, la baisse d'effectifs observée entre ces deux périodes, coïncide avec une diminution de la fréquentation de la saline par les gorilles. Globalement, la population visiteuse de cette saline était plus de 2,5 fois moins grande que celle de Lokoué avant l'épidémie à virus Ebola.

Les caractéristiques démographiques de la population de Romani n'ont pas significativement changé entre R1 et R2.

Quelle que soit la période considérée (R1 ou R2), la structure de la population de Romani ne diffère pas significativement de celle de la population de Lokoué avant épidémie en termes de proportions de femelles adultes (glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 7,390$, df = 4, p = 0,117) et immatures (glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 8,797$, df = 4, p = 0,066) (Figure 3). Si l'on considère les femelles adultes et les immatures dans leur ensemble, leur proportion dans la population a diminué de 64,9 % en R1 à 59 % en R2, mais de façon non significative (glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 0,884$, df = 1, p = 0,347) ; tandis que cela entraîne une proportion significativement plus petite que celle de la population de Lokoué avant Ebola (76,3 % ; glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 19,750$, df = 4, p = 5,6e-04, R2-LBE : test t, df = 8, p = 0,007). On ne montre pas de différence significative de la proportion « immatures plus femelles adultes » avec la population de Lokoué en périodes post-Ebola. (Annexe C).

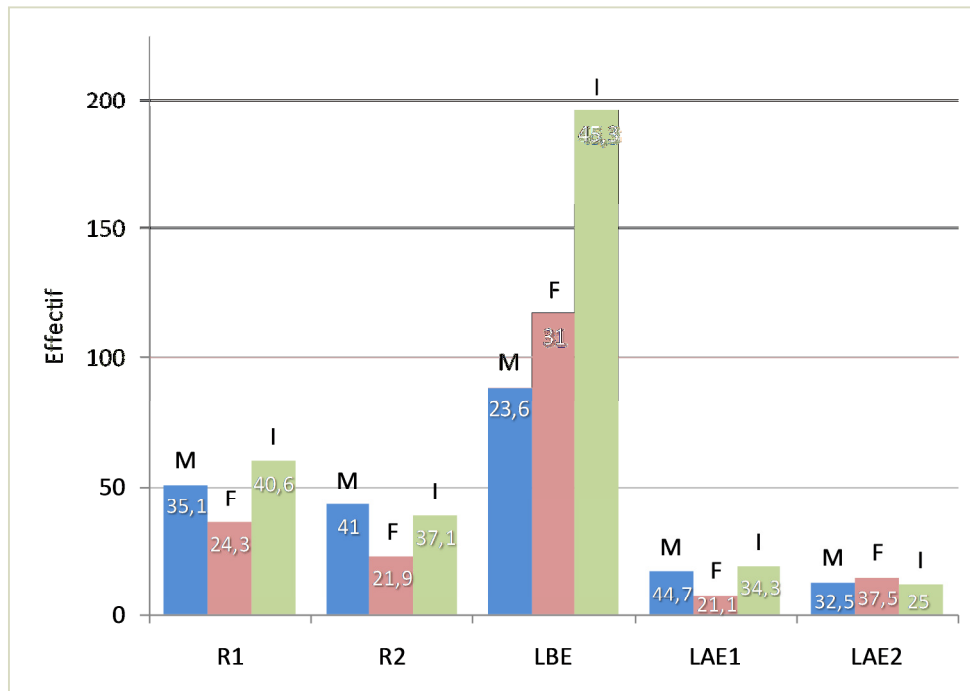


Figure 3 – Effectif de mâles adultes (M), de femelles adultes (F), et d’immatures (I) identifiés durant les périodes d’étude

Les nombres à l’intérieur des barres indiquent la part (%) de la classe considérée à une période donnée. Romani : R1 : 2005-2006, R2 : 2008-2010 ; Lokoué : LBE : avant Ebola, LAE1 : 2 ans après Ebola, LAE2 : 6 ans après Ebola (détails dans [Tableau I](#)).

Le sex-ratio des individus matures reste relativement équilibré à Romani quelle que soit la période (R1 : 1,24 ; R2 : 0,96, glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 0,455$, df = 1, p = 0,500) et ne diffère pas significativement de la population de Lokoué ni avant ni après Ebola (LBE : 1,83 ; LAE1 : 0,73 ; LAE2 : 1,25 ; glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 6,912$, df = 4, p = 0,141).

La proportion des différentes unités sociales ne varie pas significativement entre les populations de Romani et de Lokoué quelles que soient les comparaisons entre périodes considérées (glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 1,009$, df = 4, p = 0,908, [Figure 4](#))

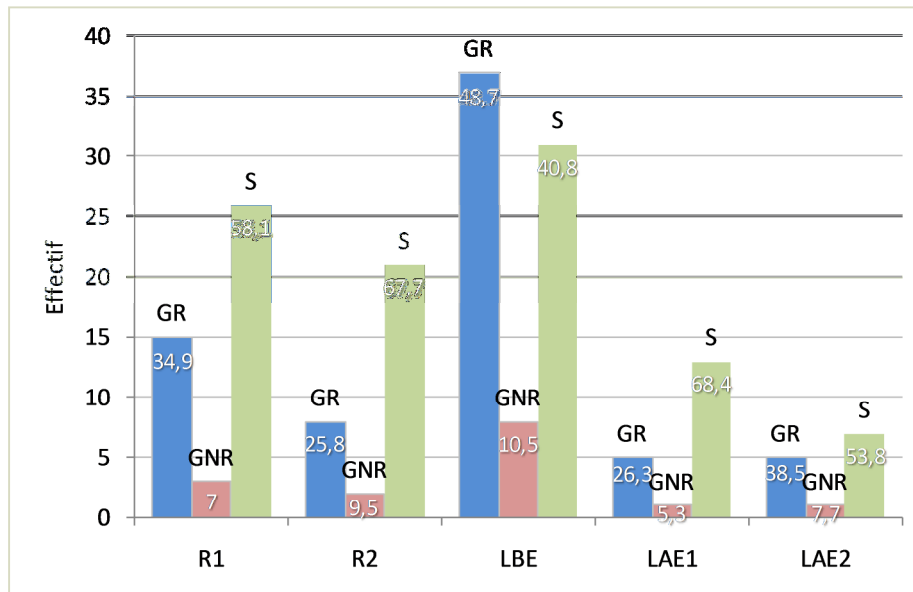


Figure 4 – Effectif de groupes reproducteurs (GR), de groupes non reproducteurs (GNR), et de solitaires (S) identifiés durant les périodes d'étude

Les nombres à l'intérieur des barres indiquent la part (%) de la classe considérée à une période donnée. Romani : R1 : 2005-2006, R2 : 2008-2010 ; Lokoué : LBE : avant Ebola, LAE1 : 2 ans après Ebola, LAE2 : 6 ans après Ebola (détails dans [Tableau I](#)).

Globalement, 80 (R2) à 82,5 % (R1) des individus vivent en groupes à Romani, significativement moins qu'à Lokoué avant Ebola (91,8 % ; glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 26,498$, df = 4, p = 2,51e-05 ; R1-LBE : test t, df = 8, p = 0,033 ; R2-LBE : test t, df = 8, p = 0,011). La différence avec la population de Lokoué en périodes post-épidémiques n'est pas significative (LAE1 : 66 %, LAE2 : 82,5 % ; [Annexe C](#)). Si nous faisons une distinction entre les groupes reproducteurs et les groupes non reproducteurs ([Tableau III](#)), on note qu'uniquement la proportion d'individus dans les groupes reproducteurs vs. solitaires est significativement moins élevée à Romani en R2, et uniquement en R2, qu'à Lokoué avant Ebola ($\chi^2 = 32,251$, df = 8, p = 8,4e-05 ; R2-LBE : test F, df = 29, p = 0,001). Elle ne diffère pas des populations de Lokoué en périodes post-épidémiques (LAE1 et LAE2, [Annexe C](#)). Dans la population de Romani, les individus solitaires sont essentiellement des mâles adultes, en majorité des mâles à dos argenté, ce qui est comparable à la composition observée dans la population de Lokoué avant épidémie ([Tableau III](#)).

En R1, toutes les classes de maturation étaient représentées parmi les GR observés. Cependant, les deux tiers étaient matures (n = 6) ou sénescents (n = 4). En R2, seules les classes « naissant », « juvénile », et « mature » étaient représentées. La moitié des GR étaient naissants ou juvéniles.

En R1, nous avons observé un GNR (GNR de Cléopatra) présentant une composition atypique : une femelle adulte avec enfant et deux juvéniles. Ce GNR fut observé au cours de 4 visites régulièrement réparties sur une période de 65 jours. Un subadulte supplémentaire a été observé au cours de la deuxième visite uniquement (Figure 6).

Tableau III – Pourcentages d’individus répartis dans chaque type d’unité sociale à Romani et à Lokoué

Population.Période	Groupes reproducteurs	Groupes non-reproducteurs	Solitaires			
			Total	% DA	% DN	% autres
R1 (N = 148)	75,7	6,8	17,6	53,9	42,3	3,8 ^a
R2 (N = 105)	68,6	11,4	20	71	29	0
LBE (N = 377)	80,1	11,7	8,2	64,5	35,5	0
LAE1 (N = 38)	60,5	5,3	34,2	38,5	46,2	15,3 ^b
LAE2 (N = 40)	77,5	5	7,5	71,4	14,3	14,3 ^c

DA : dos argenté ; DN : dos noir ; ^a représente 1 subadulte ; ^b représente 2 subadultes ; ^c représente 1 femelle adulte

À Romani, quelle que soit la période considérée, la taille des groupes reproducteurs est comparable à celle observée à Lokoué avant et 6 ans après Ebola (Annexe C). Par contre, ces groupes sont significativement plus grands (R1 : 7,5 ind. ; R2 : 9 ind.) que dans la population de Lokoué 2 ans après l’épidémie (glm, quasi vraisemblance, $F(4,65) = 3,653$, $p = 9,6e-03$; R1-LAE1 : test t , $df = 8$, $p = 0,022$; R2-LAE1 : test t , $df = 8$, $p = 0,022$; Figure 5). Le nombre de femelles adultes dans les GR de Romani ne diffère pas significativement de celui des GR de la population de Lokoué, quelle que soit la période (glm, quasi vraisemblance, $F(4,65) = 2,223$, $p = 0,076$; Tableau IV). En R1 comme en R2, toutes les classes d’âge et de sexe sont présentes dans les GR, en particulier les dos noirs qui manquent dans les GR de la population de Lokoué durant les périodes post-Ebola, alors qu’ils y sont présents avant Ebola (Tableau IV).

À Romani, la taille moyenne des GNR varie de 3,3 à 6 individus selon la période et est comparable à celle de Lokoué avant Ebola (glm, quasi vraisemblance, $F(1,4) = 1,155$, $p = 0,387$). À Romani comme à Lokoué avant Ebola, ils comprennent en majorité des immatures, les adultes étant la plupart du temps des dos noirs. La présence de femelles avec de jeunes immatures (enfants et

juvéniles) est plus rare et peut résulter de la dislocation d'un GR⁷. En R1, toutes les classes d'âge et de sexe, hormis celle des dos argentés, étaient représentées parmi les individus vivant en GNR. Par contre, en R2, hormis un dos argenté, tous les individus formant de tels groupes étaient des dos noirs ou des subadultes (Tableau IV).

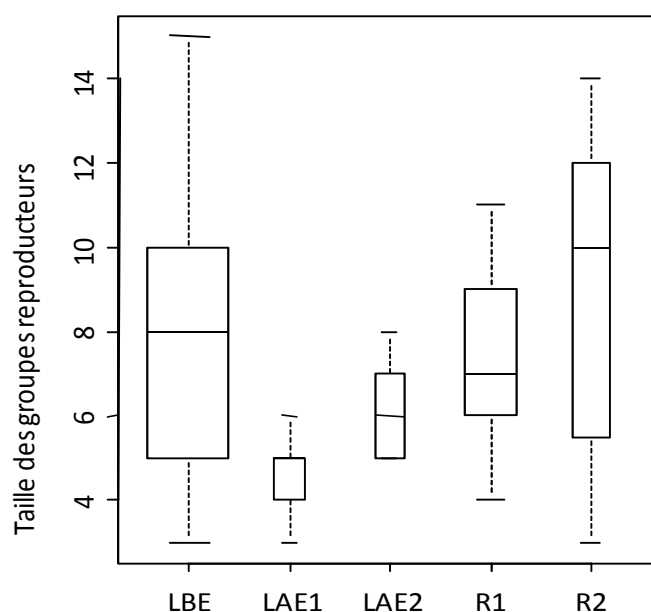


Figure 5 – Box plots des tailles de groupes reproducteurs des différentes populations étudiées

LBE : Lokoué avant Ebola : 2001-2002, LAE1 : Lokoué 2 ans après Ebola : 2005-2006 ; LAE2 : Lokoué 6 ans après Ebola : 2008-2010 ; R1 : Romani 2005-2006, R2 : Romani 2008-2010 (détails dans Tableau I)

⁷ Note à mes successeurs : peut-être le cas du GR de Rémus, car la femelle adulte de GR(0812)1, qui rejoint ensuite le GNR Zolo, est soupçonnée d'être la dernière femelle adulte de ce GR (et GR(0812)1 la fin du GR Rémus-début du GNR Zolo).

Tableau IV – Composition des groupes reproducteurs et non-reproducteurs des populations de Romani et de Lokoué

Population	Type de groupe	Taille des groupes	Composition des groupes [nombre moyen \pm écart-type, (étendue)]						
			DA	FA	DN	Sub	Juv	E	NI
R1	GR	7.5 \pm 2.3 (4 - 11)	1.0 \pm 0.0 (1 - 1)	2.3 \pm 1.3 (1 - 5)	0.6 \pm 0.9 (0 - 3)	1.5 \pm 1.1 (0 - 4)	1.4 \pm 1.5 (0 - 4)	0.6 \pm 0.6 (0 - 2)	0
	GNR	3.3 \pm 1.2 (2 - 4)	0 0	0.3 \pm 0.6 (0 - 1)	1 \pm 1 (0 - 2)	0.3 \pm 0.6 (0 - 1)	1.3 \pm 1.2 (0 - 2)	0.3 \pm 0.6 (0 - 1)	0
R2	GR	9.0 \pm 4.0 (3 - 14)	1.0 \pm 0.0 (1 - 1)	2.9 \pm 1.6 (1 - 5)	1.1 \pm 2.1 (0 - 6)	1.3 \pm 1.2 (0 - 3)	1.1 \pm 1.5 (0 - 4)	1.6 \pm 1.4 (0 - 4)	0
	GNR	6.0 \pm 5.7 (2 - 10)	0.5 \pm 0.7 (0 - 1)	0 0	2.0 \pm 2.8 (0 - 4)	3.5 \pm 2.1 (2 - 5)	0 0	0 0	0
LBE	GR	8.2 \pm 3.3 (3 - 15)	1 \pm 0 (1-1)	3.2 \pm 1.8 (1-7)	0.2 \pm 0.7 (0-4)	1 \pm 1 (0-4)	0.8 \pm 1.1 (0-4)	2 \pm 1.3 (0-5)	0
	GNR	5.5 \pm 4.4 (2 - 15)	0.9 \pm 0.4 (0-1)	0	0.9 \pm 1.2 (0-3)	2.3 \pm 1.9 (0-5)	1.5 \pm 2 (0-6)	0	0
LAE1	GR	4.6 \pm 1.1 (3 - 6)	1 \pm 0 (1-1)	1.6 \pm 0.5 (1-2)	0	0.6 \pm 0.5 (0-1)	0.4 \pm 0.9 (0-2)	1 \pm 0.7 (0-2)	0
	GNR	2 -	1	0	0	0	0	0	0
LAE2	GR	6.2 \pm 1.3 (5 - 8)	1 \pm 0 (1-1)	2.8 \pm 0.8 (2-4)	0	0.4 \pm 0.5 (0-1)	0.4 \pm 0.5 (0-1)	1.2 \pm 1.1 (0-2)	0.4 \pm 0.9 (0-2)
	GNR	2 -	1	0	1	0	0	0	0

Romani : R1 : 2005-2006, R2 : 2008-2010 ; Lokoué : LBE : avant Ebola, LAE1 : 2 ans après Ebola, LAE2 : 6 ans après Ebola (détails dans [Tableau I](#)). DA : dos argentés (silverbacks) ; FA : femelles adultes ; DN : dos noirs (blackbacks) ; Sub : subadultes ; Juv : juveniles ; E : enfants ; NI : non identifié

III. 2) Dynamique de la population de Romani

Au total 58 unités différentes ont été identifiées au cours de l'étude, 35 mâles solitaires, 18 GR et 5 GNR, totalisant 201 individus différents. Vingt trois unités (8 GR, 13 mâles solitaires et 2 GNR) ont émigré entre R1 et R2, soit la moitié des GR (N = 15) et des solitaires (N = 26) connus en R1. Seules huit unités ont immigré entre R1 et la fin de R2, dont sept solitaires et un GR. ([Annexe D](#)).

Au total, 60 % (N = 148) des individus de R1 n'ont pas été revu en R2. La part des immigrants au sein de la population de R2 est de 35 % (N = 105) ; soit, en tenant compte des naissances, un taux de renouvellement⁸ de 51 %. Entre R1 et R2, nous observons 71 % de changement⁹ (N = 105).

Devenir des mâles célibataires

Sur les 13 mâles solitaires émigrés entre R1 et R2, les deux tiers étaient non matures sexuellement (8 dos noirs et un subadulte), alors que près de la moitié des solitaires restés dans la population étaient des dos argentés (n = 11) (Annexe D). La majorité des solitaires immigrants étaient par contre des dos argentés (n = 5), pour seulement deux dos noirs (Annexe D).

Lors de leur première observation, 20 individus étaient des dos noirs solitaires et sept étaient des dos noirs appartenant à un GNR. Parmi ces 27 individus, 11 ont quitté la population entre R1 et R2, avant d'atteindre leur maturité sexuelle, et trois avaient immigré en R2. Les 13 restants ont été observés dans la population au cours des deux périodes d'étude et y ont mûri ; 10 étaient devenus dos argentés. L'un d'eux (Murphy) avait constitué son GR à l'âge d'environ 18 ans (4 ans après avoir été observé dos argenté pour la première fois). Un deuxième (Katikati) avait été observé au sein de trois GNR (Dave, Katikati, Zolo) de façon entrecoupée avec des phases de vie solitaire, il avait environ 17 ans lors de sa dernière observation (3 ans après avoir été observé dos argenté pour la première fois). Les huit autres dos noirs devenus dos argentés étaient toujours solitaires à l'âge d'environ 15 ans (1 ind.), 17 ans (5 ind.) et 18 ans (2 ind.)¹⁰. (Figure 6)

Quatre dos argentés solitaires ont quitté la population entre R1 et R2, tandis que cinq ont immigré. L'un de ces derniers (Ribambel) a formé son GR. Par ailleurs, deux dos argentés ont été observés dans la population au cours des deux périodes d'étude, un solitaire (Vidole) et un ayant été observé en tant que solitaire et en GNR (José). L'âge de ces dos argentés n'est pas connu et nous ne savons pas si certains d'entre eux avaient préalablement formé puis perdu un GR. Il y avait donc entre 10 et 15 mâles potentiellement disponibles pour former de nouveaux groupes reproducteurs à la fin de R2. (Figure 6)

⁸ nombre d'individus nouveaux en R2 sur nombre d'individus observés en R2

⁹ nombre de changements sur nombre total d'individus différents observés en R1 et R2

¹⁰ Deux années séparant la fin de R1 et le début de R2, l'âge des individus qui étaient dos noirs lors de leur dernière observation en R1, et dos argenté lors de leur première observation en R2, a été estimé suivant le temps séparant ces deux observations et l'avancement de leur maturité lors de leur dernière observation comme dos noirs.

Figure 6 (page suivante) – Dynamique observée des unités de la population de Romani durant la période d'étude (2005-2010)

Pour chaque période d'observation, les compositions des unités à leur première observation, à chaque changement de composition, et à leur dernière observation, sont données. Seulement les mois et années de ces observations sont mentionnés. Deux compositions accolées ont été observées le même mois.

Les noms des unités sont en gras. GR : groupe reproducteur ; GNR : groupe non reproducteur. m. : maturation d'un individu durant la période indiquée par la ligne. La barre grise distingue les deux périodes d'observation. R1 : Romani, première période d'observation: février 2005 à mai 2006 ; R2 : Romani, seconde période d'observation: juin 2008 à avril 2010.

Pour faciliter la lecture, la dernière page présente un zoom sur la dynamique concernant les unités de Halloween, Ukundu, Rémus, au cours de la seconde période d'observation, ainsi que les autres unités concernées et seulement observées au cours de cette période.

Figure 6 (légende page précédente)

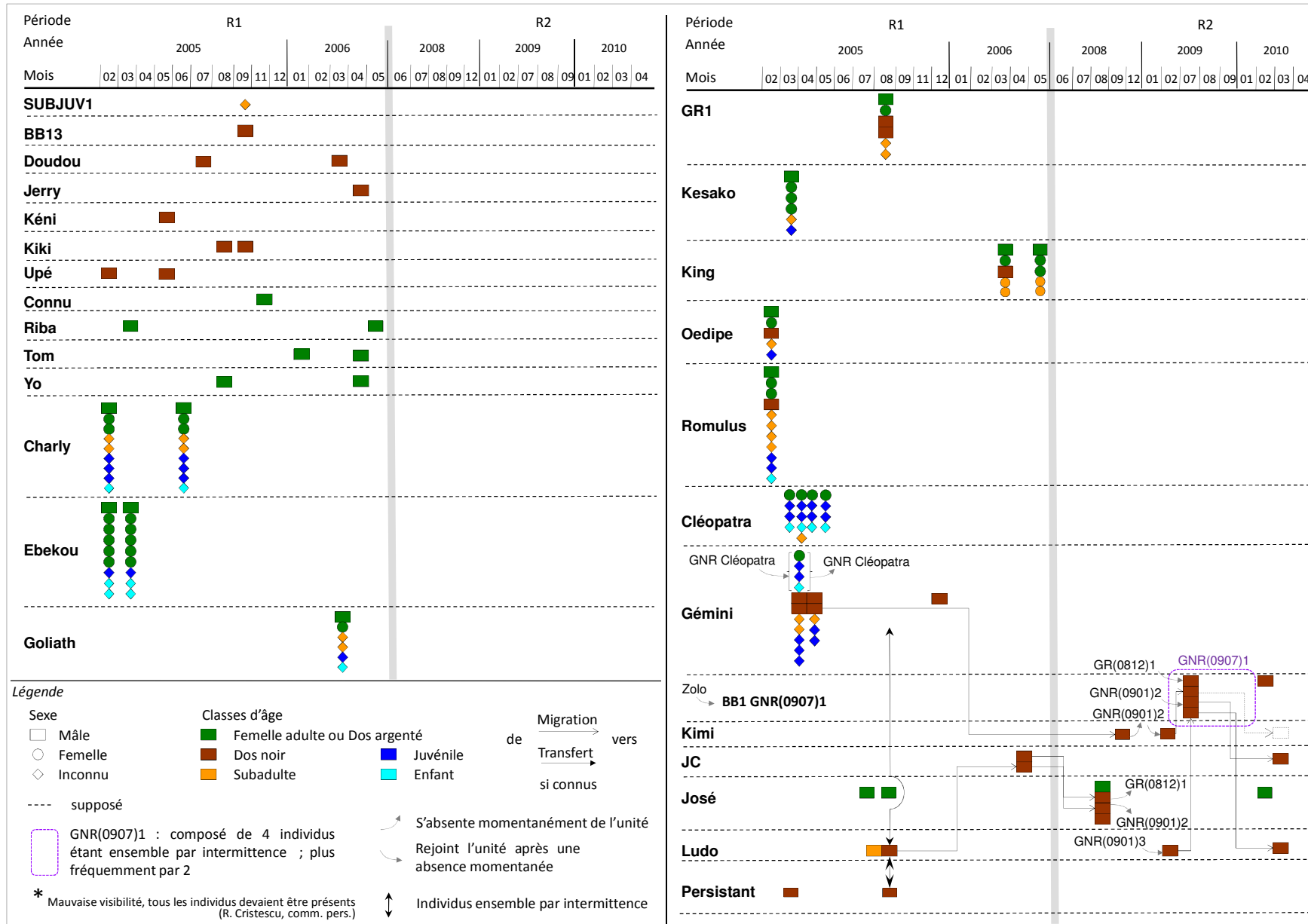


Figure 6 (suite)

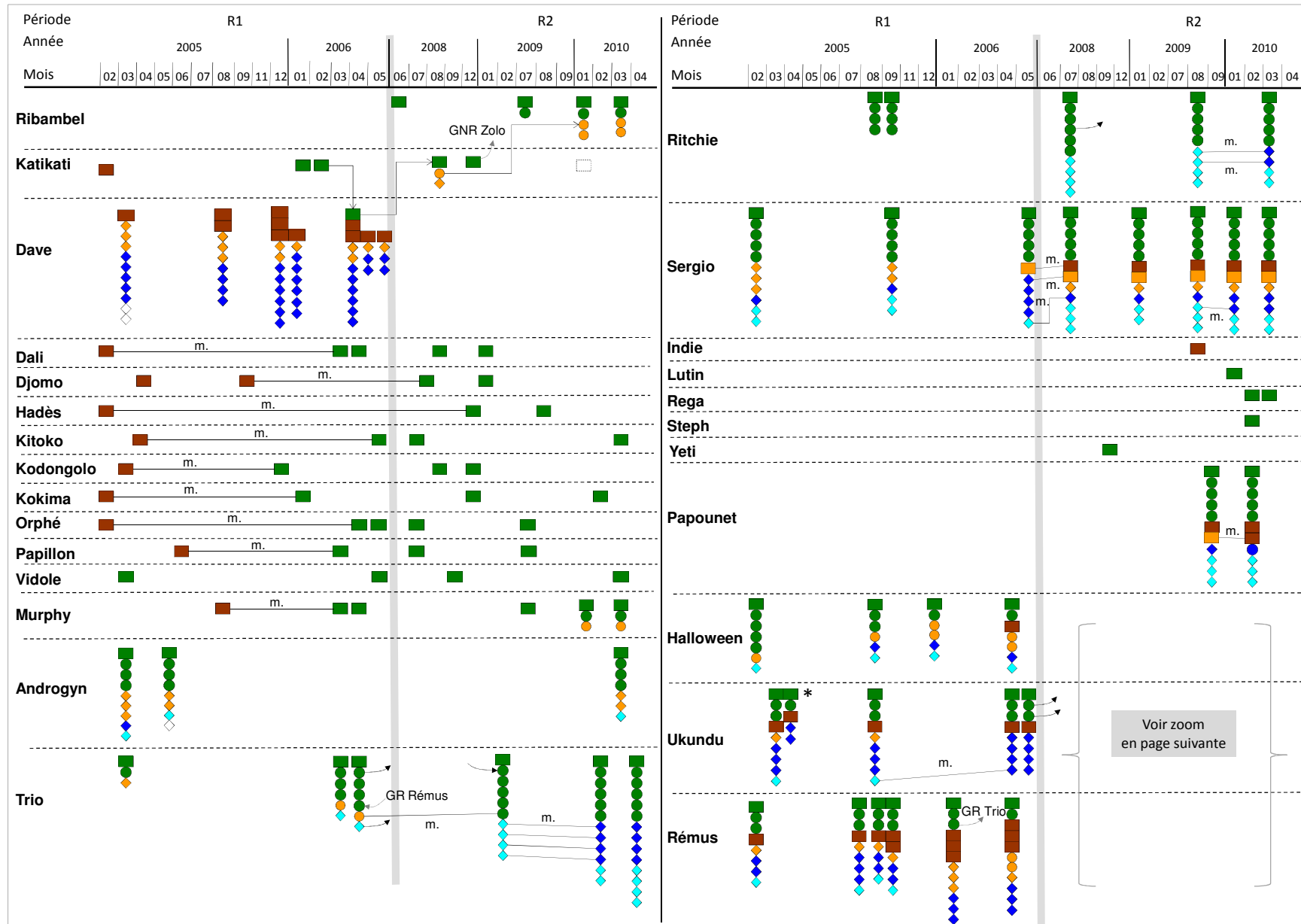
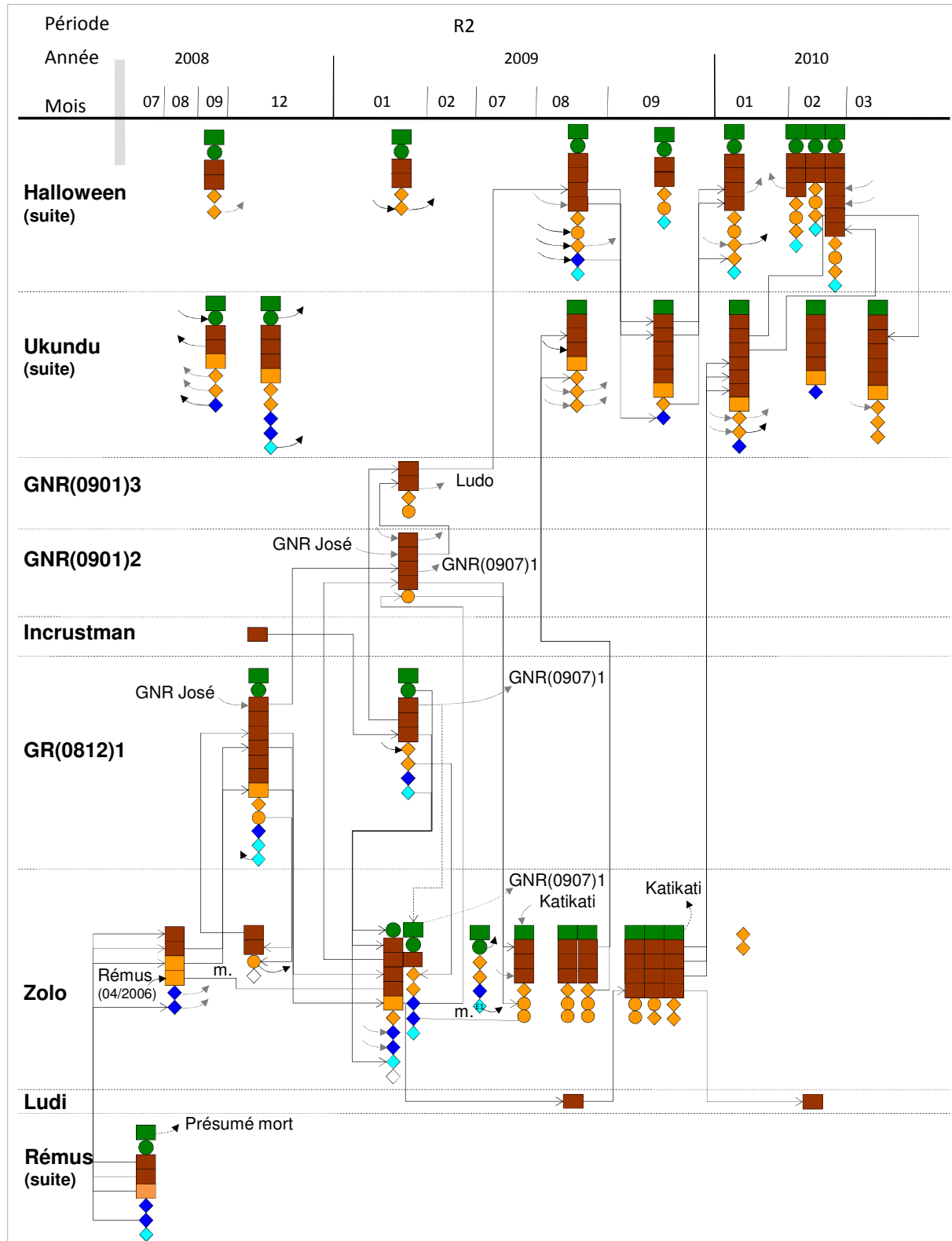


Figure 6 (suite) - Zoom



Dynamique des groupes reproducteurs

La présence de jeunes individus au sein des GR n'empêche pas l'émigration de ce type d'unité, puisque, sur les huit GR émigrés, six comprenaient des enfants et/ou des juvéniles (*Annexe D*). Un seul GR immigrant (Papounet) a été observé en R2. Il était mature, comprenant toutes les classes d'âge.

Nous avons observé la formation de deux GR au cours de l'étude, tous les deux pendant la période R2. L'un a été formé par un dos argenté d'environ 18 ans (Murphy), et deux femelles immigrantes (une adulte et une subadulte). L'autre a été formé par un dos argenté solitaire (Ribambel), un an après son immigration dans la population, avec trois femelles immigrantes (une adulte et deux subadultes). Une de ces femelles subadultes avait auparavant formé temporairement (une seule observation) un GNR avec un dos argenté (Katikati). (*Figure 6*)

Nous avons observé 24 événements migratoires de femelles qui ont concerné huit GR sur les 18 connus. Un transfert de femelle adulte entre deux GR connus (du GR de Rémus au GR de Trio) a été observé en R1. Quatorze étaient des immigrations de femelles (9 adultes et 5 subadultes) auprès de six GR différents (*Annexe E ; Figure 6*). Ces femelles adultes étaient sans enfant au moment où leur intégration était constatée. Neuf étaient des émigrations de femelles adultes à partir de cinq GR différents (*Annexe E ; Figure 6*). Parmi ces neuf femelles, deux ont disparu de leur GR avec leur enfant (GR de Trio et d'Ukundu). Un des deux GR concernés était un GR sénescents (Ukundu), qui s'est transformé en GNR au cours de R2 (*Figure 6*). Rien ne nous permet de dire si ces femelles ont quitté leur GR avec leur enfant ou si la mort de l'enfant avait provoqué leur départ. Des huit femelles qui appartenaient à des groupes sénescents en cours de désintégration ou qui se sont désintégrés avant la fin de l'étude, seule une intégra un groupe en cours de maturation de la population (Trio), les sept autres ont émigré.

Plus de femelles subadultes immigrantes ont intégré un GR ($n = 5$ dans 4 GR différents) qu'un GNR ($n = 1$) (*Annexe E*). Le GNR concerné incluait un dos argenté. Nous confirmons par ailleurs la possibilité pour des femelles subadultes, donc non matures, d'intégrer un GR et, une fois mature, de s'y reproduire (GR de Trio ; *Figure 6*).

Maturation des groupes reproducteurs et recrutement de jeunes individus

Le nombre d'enfants par femelle adulte a significativement doublé entre R1 (0,28 enfant/femelle adulte) et R2 (0,57 enfant/femelle adulte) (glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 4,870$; df = 1 ; $p = 0,027$). De même, le nombre de naissances observées par femelle-année a significativement quadruplé entre R1 (0,07 naissance/femelle-année, 1 naissance observée) et R2 (0,31 naissance/femelle-année, 8 naissances observées) (glm, family = binomial, link = logit,

$\chi^2 = 3,973$; $df = 1$; $p = 0,0462$). Il n'y a pas de différence significative entre les taux de natalité des populations de Romani et de Lokoué quelles que soient les périodes considérées (glm, family = binomial, link = logit, $\chi^2 = 5,758$; $df = 4$; $p = 0,218$). L'intervalle minimum observé entre deux naissances a été de trois ans (femelle du GR de Trio), l'enfant précédent étant toujours vivant au moment de la naissance. 14 naissances ont eu lieu entre R1 et R2.

Les sept GR connus en R1 et non émigrés ont poursuivi leur maturation. Deux étaient naissant (Ritchie) ou enfant (Trio) en R1, et étaient devenus juvéniles en R2, avec un total de 12 nouveaux individus enfants ou juvéniles (Figure 6). Entre R1 et la fin de R2, ces deux GR ont perdu une femelle adulte pour l'un, et une femelle avec enfant pour l'autre (voir ci-dessus). Deux GR (Androgyn et Sergio) étaient matures en R1 comme en R2, avec 12 nouveaux individus enfants ou juvéniles en R2. Sergio a perdu un enfant, présumé mort. Un enfant a aussi disparu du groupe GR(0812)1 observé en R2 (Figure 6). Le GR d'Halloween, mature au début de l'étude, était sénéscent en R2. Il avait déjà perdu trois de ses quatre femelles adultes au cours de R1 ; une subadulte l'avait rejoint début 2006 mais ne faisait plus partie du groupe au début de R2. L'enfant qu'il incluait à la fin de R1 avait disparu du groupe début R2. À la fin de R2, Halloween tenait son GR depuis au moins de 13 ans, puisque début 2005 il incluait déjà une subadulte. Les GR d'Ukundu et de Rémus étaient déjà sénescents au début de l'étude. Ils se désintégrèrent et se transformèrent en GNR au cours de R2. La tenure de ces deux GR aura été semble-t-il d'au moins quatorze ans, puisque début 2005, ils incluaient déjà un dos noir chacun.

Fin de tenure d'un GR et influence sur la dynamique de la population

La dynamique concernant les GNR a été très fournie en R2, et est responsable du très grand nombre de transferts observés durant cette période (Annexe E ; Figure 6). On constate une forte implication des dos noirs, mais aussi de plus jeunes individus. Cette dynamique s'explique par la transformation de deux GR en GNR. Ces deux GR étaient sénescents en R1. L'un était tenu par Rémus. En avril 2006, une de ses deux femelles adultes partit rejoindre un GR enfant (Trio). En juillet 2008, le GR de Rémus était à nouveau observé, mais Rémus était alors très amaigri et semblait affaibli, une ancienne blessure s'était rouverte (Figure 7). Présumé mort, Rémus n'a plus été observé¹¹, alors que les individus de son GR – hormis une femelle adulte avec enfant, et un juvénile, émigrés – étaient revus formant le GNR Zolo (Figure 6). L'autre GR sénéscent était tenu par Ukundu. Entre R1 et R2, il perdit ses deux femelles adultes, tandis qu'une nouvelle immigrait auprès de lui. Il perdit cette dernière, et l'enfant l'accompagnant, en 2009 et devint un GNR (Figure 6).

¹¹ Peut-être le dos argenté du GR(0812)1 (Figure 6), avec sa femelle et son enfant, mais les observations ne permettent pas de l'assurer.

Au début de R2, les GR d'Ukundu et d'Halloween ont été observés se mélangeant pacifiquement (1 observation). Une fois le groupe d'Ukundu devenu GNR, nous l'avons à nouveau observé se mélangeant au GR d'Halloween (2 observations), ou visitant la saline à sa suite (1 observation) et repartant accompagné cette fois-là d'un dos noir et d'un subadulte du GR d'Halloween. Depuis la fin de R1, le GR d'Halloween a en outre accueilli différents individus ($n = 10$), du dos noir au juvénile (Figure 6). Avec celle du GR(0812)1, la dynamique entre les groupes d'Ukundu et d'Halloween explique le grand nombre d'immigrations et de transferts vers un GR, hors femelles adultes et subadultes, observées en R2 (Annexe E).

Nous avons observé plus d'immigrations d'immatures au sein d'un GR – plutôt sénéscent (Rémus, Ukundu, GR(0812)1, Halloween) –, que dans un GNR ($n = 18$ vs. $n = 9$). Nous notons d'ailleurs l'immigration de deux juvéniles au sein du GR mature de Sergio à la fin de R1, mais ces deux individus n'étaient plus observés au début de R2.

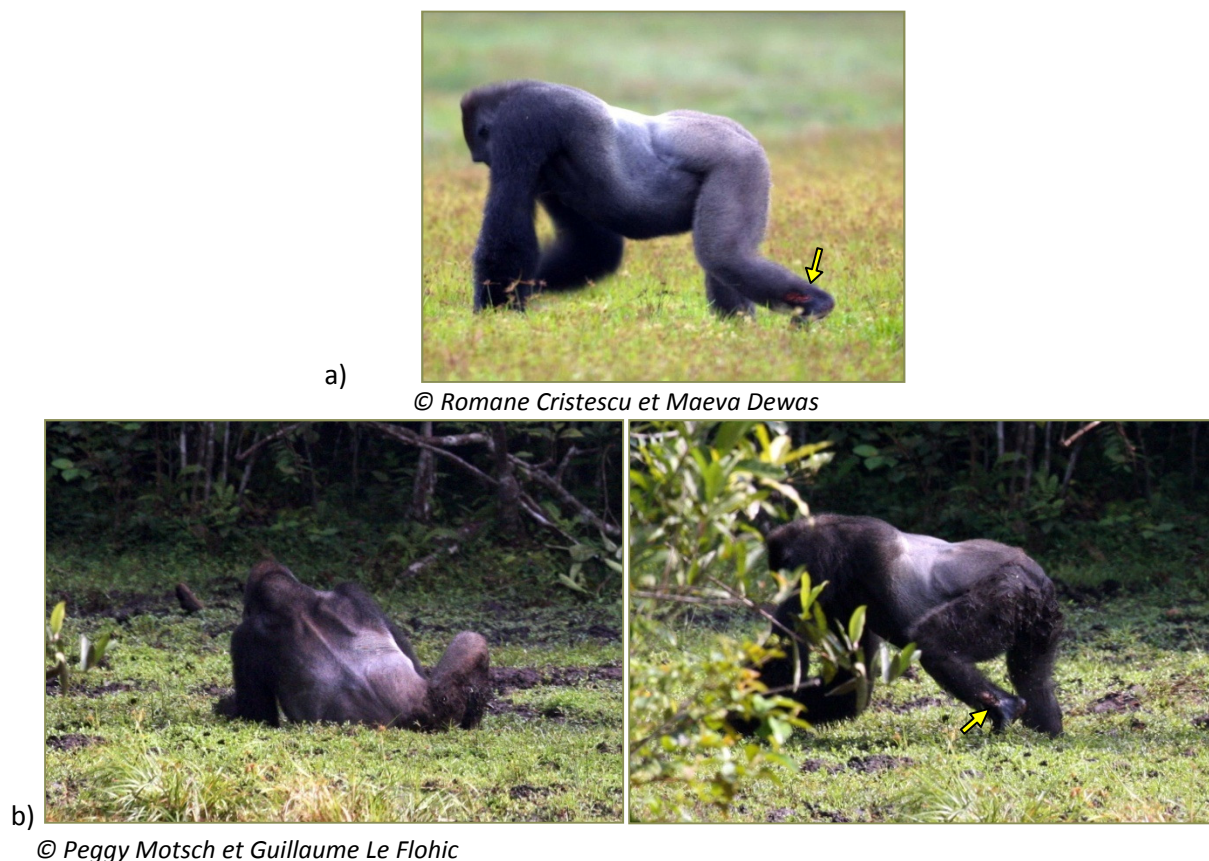


Figure 7 – Le dos argenté Rémus le 26 février 2005 (a) et le 13 juillet 2008 (b)

IV - DISCUSSION

IV. 1) Romani et la question de la propagation des épidémies à virus Ebola

Aucun signe d'épidémie à virus Ebola récente détecté dans la population de Romani

Les résultats de cette étude montrent que la structure de la population de Romani n'a pas changé entre 2005 et 2010. Suivant l'hypothèse formulée en introduction, certains éléments de la structure de la population de Romani indiquent qu'elle n'a pas été soumise à une épidémie à virus Ebola dans un passé récent, inférieur à six ans. Outre l'effectif global (environ 100-150 individus) et le nombre d'unités (> 30) relativement élevés de cette population comparativement à la population de Lokoué en phase post-épidémique (40 individus et < 20 unités), la structure d'âge et de sexe globale est comparable à celle de la population saine de Lokoué quelle que soit la période d'étude considérée. De plus, la taille des groupes reproducteurs est également comparable à celle d'une population saine (Romani selon la période : 7,5 et 9 ind., Lokoué avant Ebola : 8,2 (Gatti, *et al.*, 2004), Mbeli : 10,3 (Parnell, 2002b, Maya : 11,5 (Magliocca, *et al.*, 1999), et est supérieure à celle de la population de Lokoué deux ans après l'épidémie. Tous les stades de maturation des groupes reproducteurs (naissants à sénescents) sont représentés dans la population de Romani comme dans celle de Lokoué avant épidémie. Ceci tandis que, après épidémie, la population de Lokoué est caractérisée par la présence uniquement de groupes naissants ou juvéniles, signe de reconstruction de la population après un effondrement démographique des groupes en particulier (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012). À Romani, les individus solitaires sont essentiellement des dos noirs et dos argentés, comme dans une population saine (Magliocca, *et al.*, 1999 ; Parnell, 2002b ; Gatti, *et al.*, 2004).

Nous constatons, au cours de notre étude, la diminution de la proportion de l'ensemble des immatures et femelles adultes et de la proportion des individus vivant en groupes dans la population. Dans la mesure où, en fin d'étude, les valeurs s'écartent significativement de celles trouvées dans la population saine de Lokoué, et où on ne montre pas de différence avec celles de la population de Lokoué post-Ebola, cela pourrait amener à soupçonner un effet d'épidémie. Cependant, contrairement à la population de Lokoué deux ans après Ebola, cet effet n'est trouvé que pour les groupes reproducteurs, ce qui explique qu'on puisse le retrouver concernant la proportion de l'ensemble des immatures et adultes femelles. De plus, nos comparaisons des taux de survie, d'immigration, et de changement de statut social, des adultes des populations de Lokoué et de Romani n'indiquent aucun signe du passage d'épidémie à Romani pendant notre étude (Chapitre 3 – Partie I). Ces différents taux y sont constants, contrairement à Lokoué où, pendant Ebola, on note

une survie inférieure des individus vivant en groupe, une chute des immigrations, et des taux de transfert des femelles adultes accrus (Chapitre 3 – Partie I). La proportion d'individus vivant en groupes ou celle de l'ensemble des immatures et femelles adultes (deux paramètres dépendants) ne seraient donc pas un critère suffisant permettant de détecter le passage d'une épidémie récente (Genton, *et al.*, 2012). Nous avons montré par ailleurs qu'à Lokoué les effets de l'épidémie à virus Ebola sur la proportion d'individus vivant en groupe ne sont plus décelables six ans après l'épidémie (Chapitre 2 : Genton, *et al.*, 2012). Il semble donc qu'on ne puisse évoquer l'existence d'un épisode épidémique plus lointain dans l'histoire de la population de Romani pour expliquer sa plus faible proportion d'individus vivant en groupe. La forte proportion de mâles solitaires à Romani en fin d'étude (20 %) comparée à d'autres populations saines (Lokoué : 8,2 % (Gatti, *et al.*, 2004) ; Mbeli : 6,1 % (Parnell, 2002b) ; Maya : 4,9 % (Magliocca, *et al.*, 1999)) pourrait résulter de variations aléatoires liées à l'historique de la population.

Les augmentations significatives du taux de natalité et du nombre d'enfant par femelle adulte dans la population de Romani ne permettent pas de soupçonner le passage récent d'une épidémie, puisque ces paramètres ne varient pas à Lokoué entre les périodes pré- et post-épidémiques. De plus, quelles que soient les périodes considérées, nous ne trouvons pas de différence entre les valeurs des populations de Romani et de Lokoué, ce qui ne nous permet donc pas de supposer un effet tardif non encore mis en évidence à Lokoué. Ces augmentations dans la population de Romani peuvent s'expliquer par le type de groupes reproducteurs composant cette population à chaque période. En effet, les deux tiers de ces groupes étaient matures ou sénescents entre 2005 et 2006, alors que la moitié étaient naissants ou juvéniles, donc plus productifs, entre 2008 et 2010.

À Romani, contrairement à la population de Lokoué pendant et juste après Ebola, nous ne constatons aucun transfert de femelle adulte entre un groupe reproducteur dans lequel elle ne se serait pas reproduite vers un autre (4 cas observés à Lokoué, Genton, *et al.*, 2012). Nous n'avons non plus observé de femelle intégrant un groupe reproducteur accompagnée d'un enfant (un cas et une femelle gestante observés à Lokoué, Genton, *et al.*, 2012). L'instabilité constatée pour certains groupes reproducteurs à Romani était uniquement due à la dynamique normale de ce type de groupe vieillissant (voir ci-dessus).

Une information supplémentaire vers la compréhension du mode d'émergence et de propagation du virus Ebola

Le fait que la population de Romani ne semble pas avoir subi d'épidémie à virus Ebola entre 2003 et 2010 n'est pas en faveur d'une hypothèse d'un front de diffusion du virus à partir du Sanctuaire de Lossi vers Lokoué ; même si on ne peut exclure l'hypothèse de l'existence d'une barrière écologique encore non-identifiée qui aurait protégé cette population (*e.g.* hypothèse d'une rivière agissant comme barrière écologique dans la diffusion du virus au sein de la population du Sanctuaire de Lossi (Ménard et collaborateurs, 2010)).

Cependant, la population de gorilles visitant la saline Romani est plus de deux fois et demi plus petite que celle de Lokoué en période pré-Ebola. Cette différence pourrait être du fait que la saline attire des unités de gorilles localisées sur une aire de distribution plus petite, et/ou que la densité des gorilles est plus faible dans cette zone Ouest de la Mambili, et/ou que la saline est moins attrayante. Notre étude ne nous permet pas d'apporter une réponse à cette question. Par ailleurs, pré-Ebola, la population de Lossi était plus dense que celle de Lokoué (5 ind./km² (Bermejo, 1999) vs. 3,22 ind./km² (Devos, *et al.*, 2008b)). Les taux de transmission, l'intensité, et la prévalence des maladies infectieuses sont souvent plus élevés dans les populations denses (Anderson et May, 1986 ; Vandermeer et Goldberg, 2003), du fait que la propagation des agents infectieux directement transmis augmente avec la densité de leur hôte (Lafferty et Gerber, 2002). Ainsi, la maladie tumorale de la face affectant les Diablies de Tasmanie engendre une mortalité supérieure dans les zones à forte densité (90 % vs. 40 % ; Bradshaw et Brook, 2005, mais voir Hamede, *et al.*, 2008 ; McCallum, *et al.*, 2009). De même, les populations de lapin de faible densité sont moins sensibles à la maladie virale hémorragique du lapin (calicivirus ; Sharp, *et al.*, 2001). En 2011, P. Walsh présentait une communication (30th International Union of Game Biologist and PERDIX XIII, Barcelona) où il proposait que la chasse pouvait agir comme régulateur de l'émergence du virus Ebola, *via* la diminution des densités de grands primates. Ainsi, dans le contexte de l'hypothèse d'une propagation par diffusion, la population de Romani aurait pu être épargnée par le virus du fait d'une trop faible densité. Des recherches épidémiologiques visant à estimer le taux de reproduction de base R_0 (nombre de sujets infectés par un sujet index dans une population entièrement susceptible ; représente une mesure de la capacité d'invasion de l'agent pathogène dans la population d'individus hôtes) en fonction de la densité d'une population de gorilles permettrait d'évaluer cette hypothèse (voir Zhang, 2011 pour un exemple d'évaluation de la transmissibilité et propagation du virus de la grippe). Concernant le virus Ebola, seules les évaluations des R_0 de deux épidémies humaines ont été établies ($1,34 \leq R_0 \leq 1,83$; Chowell, *et al.*, 2004).

Le fait que la population de Romani ne semble pas avoir subi d'épidémie à virus Ebola entre 2003 et 2010 est favorable à l'hypothèse d'émergences multiples du virus à partir d'un réservoir naturel et lorsque les conditions sont favorables. Des perturbations de l'habitat (culture sur brûlis : Georges, *et al.*, 1999 ; Gonzalez, *et al.*, 2000 ; intrusion humaine (pygmés) : Gonzalez, *et al.*, 2000) et des changements climatiques (Tucker, *et al.*, 2002 ; Leroy, *et al.*, 2004a ; Pinzon, *et al.*, 2004) ont été considérées comme potentiellement favorables à l'émergence du virus. En considérant les sites de fructification comme favorables aux contacts chauve-souris frugivores-gorilles et donc à la transmission du virus de son réservoir à un hôte sensible, une densité élevée en fruits d'intérêt pourrait aussi être un facteur de prédiction des émergences (Ménard et collaborateurs, 2010).

Dans le contexte de l'hypothèse d'une persistance locale du virus dans une espèce réservoir, la faible densité de la population sensible constituerait moins un frein au développement d'une épidémie. En effet, puisque l'espèce réservoir pourra servir de refuge au virus, lui permettant de subsister malgré une faible densité de population hôte et un R_0 diminué (McCallum et Dobson, 1995 ; Woodroffe, 1999 ; Daszak, *et al.*, 2000).

Hétérogénéité spatiale de l'impact des épidémies à virus Ebola au sein des populations de gorilles du Parc National d'Odzala-Kokoua

Nos résultats mettent en évidence une hétérogénéité spatiale de l'impact des épidémies à virus Ebola au sein de populations de gorilles. Les données nous permettant d'avoir une estimation de l'impact du virus Ebola à l'échelle du Parc National d'Odzala-Kokoua (PNOK) sont quasi-inexistantes du fait que les seules études de référence avant les épidémies de 2003 sont celles menées par notre équipe sur les populations de Lokoué (Gatti, *et al.*, 2004) et de Maya Nord (Magliocca, *et al.*, 1999). Jusqu'à présent, seuls quelques indices indirects laissaient supposer un impact hétérogène. Les résultats variables des collectes de fèces effectuées de mars à juin 2004 dans la population d'Odzala-Kokoua montraient, malgré un effort d'échantillonnage comparable, que la densité des gorilles y était spatialement hétérogène. À cette période, qui correspondait au pic du passage de l'épidémie à Lokoué (Caillaud, *et al.*, 2006), la région de Romani semblait préservée. Ceci tandis que dans les régions nord, notamment celle de Maya localisée 52 km au Nord Ouest de Lokoué et dont la population de 400 individus avait été étudiée en 1996 (Magliocca, *et al.*, 1999), le faible succès de l'échantillonnage suggérait des diminutions drastiques des densités (Douadi, 2004). En 2005, un recensement à l'échelle du PNOK confirmait ces résultats (Blake, 2006). En 2008-2010, un déficit significatif de l'immigration d'individus non reproducteurs est observé à Lokoué (Chapitre 3, Partie I), tandis qu'à Romani l'immigration de ce type d'individu est observée, ce qui

laisse supposer que la densité de gorilles aux alentours de Romani est supérieure à celle de la zone de Lokoué.

Le doute pourrait-il subsister ?

Un recensement des populations de gorilles du Sud du PNOK a été réalisé par le WCS (Wildlife Conservation Society) en 2008. Leur étude est en cours, mais la comparaison de ces résultats avec ceux obtenus en 2005 semblerait indiquer une baisse notable des effectifs de gorilles dans les 25 km autour de la zone de Romani. Ebola or not Ebola ?! Nos résultats nous permettent de conclure que la population de Romani n'a pas été affectée par une épidémie de l'ampleur de celle ayant affectée la population de Lokoué. Mais les critères issus de l'étude d'une épidémie ayant engendrée 95 % de mortalité sont-ils assez sensibles pour détecter une épidémie de faible ampleur ? Pourrions-nous supposer que la population de Romani, de moindre densité, aurait pu être moins impactée par le virus Ebola que la population de Lokoué ? La disparition de la moitié des groupes reproducteurs de la population de Romani entre 2006 et 2010 en serait-il un signe ? Sur la base de ce seul indice, il nous serait difficile de conclure à un passage du virus Ebola dans la population.

La présence du virus étant conditionnée à celle de ses hôtes, la connaissance de la répartition des populations de chauves-souris frugivores incriminées (Leroy, *et al.*, 2005 ; Leroy, *et al.*, 2009), de gorilles et de chimpanzés, couplée à une meilleure compréhension des conditions d'émergence et de propagation du virus Ebola, nous permettrait de mieux évaluer l'étendue des zones et populations affectées par ce virus. C'est certainement en mêlant épidémiologie, écologie, et théorie de la conservation, que nous finirons par avoir une meilleure compréhension des épidémies à virus Ebola et de leurs impacts, et ainsi peut-être 1) parvenir à une meilleure gestion des populations de primates non-humain sensibles (Lafferty et Gerber, 2002), et 2) mieux anticiper les épidémies, de façon à préserver les populations humaines.

IV. 2) Dynamique de la population de Romani

Le suivi à long terme de la population de Romani met en évidence, comme à Lokoué post-Ebola (59 %, Genton, *et al.*, 2012), un taux de renouvellement de la population élevé (51 %). Cette forte dynamique ne semble donc pas être une caractéristique des populations ayant été affectée par Ebola. Les clairières sont particulièrement favorables aux rencontres inter-unités, pouvant ainsi profiter à la dynamique sociale des populations (Levréro, 2005). Il sera intéressant de mieux

comprendre leur rôle et leur importance à ce niveau, ainsi que dans les modalités d'exploitation spatiale par les gorilles à long terme, afin d'appréhender les tenants d'un tel taux de renouvellement entre deux périodes d'études d'environ 300 jours et séparées d'environ deux ans. La question reste posée de savoir si les unités observées au cours de la première période d'étude, mais non au cours de la seconde, seront à nouveau un jour observées.

À la fin de l'étude, nous avons observé 10 mâles atteindre l'âge approximatif estimé de formation d'un groupe reproducteur (15-18 ans (Genton, *et al.*, 2012) ; 18 ans (Breuer, *et al.*, 2009)). Seul l'un d'eux avait formé un groupe naissant avec deux femelles à la fin de l'étude. La population contenait alors entre 10 et 15 mâles potentiellement capables d'attirer des femelles pour former un groupe reproducteur. Auront-ils l'opportunité de former un groupe et de se reproduire dans la population ? Quelle stratégie adopter pour les mâles célibataires ? Rester ? Partir ? Il est difficile de prédire l'avenir de ces individus. À la fin de l'étude, la population contenait 23 femelles adultes, dont 10 sans enfant non-sevré. Cependant, les durées de tenure d'un groupe reproducteur estimées dans cette étude sont longues (minimum 13 ans) et supérieures à celles observées à Mbeli ($5,9 \pm 3,7$ ans ; 0,8-12,3 ; Breuer, *et al.*, 2010) ; et sur les 51 femelles adultes observées dans un groupe reproducteur, nous n'avons constaté que neuf émigrations. Rien ne présageait donc que les femelles adultes composant la population à la fin de l'étude puissent être probablement acquises par un des mâles adultes célibataires, d'autant qu'un seul cas de transfert de femelle adulte entre groupes reproducteurs connus a été observé au cours de l'étude. De même, seulement trois transferts de femelles adultes entre groupes reproducteurs, et zéro vers un solitaire, connus avaient été observés dans la population saine de Lokoué (pour 117 femelles adultes réparties dans 37 groupes ; Gatti, 2005). D'autre part, les femelles adultes appartenant à des groupes se désintégrant ont quitté très majoritairement la population. Le potentiel femelle pour ces mâles célibataires semble donc plutôt être les femelles immigrantes, largement impliquées dans la formation et l'accroissement des groupes reproducteurs. Cependant, sans une connaissance de la structure démographique et de la dynamique de la population de gorilles ayant la capacité de visiter la saline Romani, ce potentiel de femelles immigrantes ne peut être évalué. Parmi les mâles solitaires, ce sont majoritairement les dos noirs qui émigrent de la population. La probabilité pour les dos argentés de former un groupe reproducteur dans la population pourrait-elle être suffisamment élevée pour les retenir ? Les dos argentés ne montrant néanmoins pas une forte capacité à acquérir des femelles adultes, on peut aussi se demander s'il n'existerait pas une différence de balance coût/bénéfice de la dispersion entre eux et les dos noirs. Les dos argentés pourraient-ils déjà être trop âgés pour obtenir un bénéfice supérieur au coût en émigrant ?

La durée de notre étude nous permet d'assister au processus de maturation des groupes reproducteurs et à la dynamique des groupes non reproducteurs, auparavant décrits pour les populations saines de Lokoué (Gatti, 2005 ; Levréro, *et al.*, 2006) et de Mbeli (Parc National de Nouabalé-Ndoki, Rép. du Congo ; Parnell 2002a, b).

Dans la population de Romani, le plus court intervalle de naissance observé est de trois ans, ce qui est plus court qu'auparavant observé dans les populations saines de Mbeli, Bai Hokou, et Lossi (4-6 ; Robbins, *et al.*, 2004). C'est aussi inférieur à l'âge de sevrage estimé pour cette espèce (4 ans ; Breuer, *et al.*, 2009). Ce que l'on pouvait constater est que le « tout jeune juvénile » (par la force des choses) aurait bien aimé garder sa place sur le dos de sa mère (Figure 8).



Figure 8 – Jeune enfant et « juvénile » de 3 ans d'une femelle de Trio

Comme dans la population saine de Lokoué, les individus immatures et dos noirs, et les groupes non reproducteurs, sont impliqués dans la majorité des événements migratoires observés à Romani ; et la majorité des transferts impliquant ces classes d'individus et un groupe reproducteur concernent des groupes reproducteurs sénescents ou devenus non reproducteurs (Gatti, 2005). Les mécanismes observés de formation de groupes non reproducteurs étaient de ceux déjà identifiés dans la population de Lokoué : la désintégration de groupes reproducteurs sénescents, le regroupement de dos noirs devenus solitaires, et l'immigration auprès d'un dos argenté solitaire (Levréro, *et al.*, 2006). Dans un des deux groupes formés sur les bases d'un groupe reproducteur sénescents, le dos argenté était toujours présent. Ceci pourrait expliquer l'existence de groupes non reproducteurs dont le dos argenté est apparenté à quelques-uns des immatures du groupe (Levréro, *et al.*, 2006). Par ailleurs, nos observations semblent confirmer l'instabilité des groupes non reproducteurs (Levréro, *et al.*, 2006). Une étude plus approfondie de la dynamique de la population

de Romani, ramenée notamment au temps effectif d'observation des différentes classes d'individus et types d'unités, permettra d'en détailler les mécanismes et de les comparer plus précisément aux résultats auparavant obtenus dans la population saine de Lokoué. La poursuite des géotypages des individus de la population et des tests d'apparentements entre ces individus pourra aussi certainement nous éclairer sur les stratégies individuelles. Ces tests d'apparentement pourront en outre apporter des explications à des observations atypiques comme celle de deux groupes reproducteurs se mélangeant pacifiquement. Les dos argentés concernés seraient-ils apparentés ? Alors qu'une telle structure ne semblent pas exister dans la population de Lossi (Girard David, 2006, l'existence d'apparentement entre unités voisines irait dans le sens d'une structure spatiale de la distribution des groupes, biaisée par l'apparentement de leur mâle adulte, proposée par B. Bradley *et al.* (Bradley, *et al.*, 2004).

CONCLUSION GÉNÉRALE



CONCLUSION GENERALE

Dans un contexte réunissant espèce en danger critique d'extinction et maladie infectieuse émergente, l'objectif de cette étude était d'évaluer les capacités de récupération d'une population de gorilles de plaine de l'Ouest, suite à un effondrement démographique engendré par une épidémie à virus Ebola. Pour cela, nous disposions de données d'observation d'une population affectée, la population de Lokoué, couvrant une période d'étude de dix années, dont deux années avant l'épidémie qui nous servaient de référence. Pour la première fois, nous pouvions alors évaluer et estimer les conséquences à moyen et long terme d'une épidémie de grande ampleur sur une population d'une espèce longévive comme les gorilles, en comparant statistiquement entre périodes pré- et post-Ebola 1) les différents paramètres démographiques décrivant la structure de la population, et ses traits d'histoire de vie, et 2) les taux d'immigration et de différentes transitions entre statuts sociaux décrivant la dynamique de la population. Estimés pour la première fois pour une population de gorilles de plaine de l'Ouest, les taux de survie par classe d'âge et les taux d'immigration nous ont permis de proposer une première modélisation de la dynamique à long-terme de la population. Nous disposions en outre de données de suivi d'une seconde population, la population de Romani, couvrant une période d'étude de cinq années, nous permettant 1) de tester si cette seconde population présentait aussi les signes du passage d'une épidémie à virus Ebola, et de replacer le résultat obtenu dans un questionnement plus large sur le mode d'émergence et de propagation du virus et 2) de disposer, le cas échéant, d'une nouvelle population saine de gorilles de plaine de l'Ouest comme référence. La force de cette étude réside dans la durée du suivi de ces deux populations et la disponibilité de données pré- et post-épidémiques, ainsi que dans la connaissance approfondie de la dynamique sociale de ces populations à une échelle individuelle (> 500 individus identifiés). Les données de démographie et de dynamique sont exploitées dans une approche originale de modélisation.

Les effets de l'épidémie à long terme

L'impact le plus visible de l'épidémie sur la population de Lokoué était la diminution de la taille de cette dernière, passant de 377 individus avant-Ebola à seulement 38 individus après-Ebola. Par la diminution particulière de leur taux de survie durant l'épidémie, et par la diminution de leur proportion dans la population deux ans après l'épidémie, nous avons confirmé que les individus

vivant en groupe avaient été affectés de manière prédominante. Cela se répercute sur la proportion d'immatures et de femelles adultes dans la population, individus vivant quasi-exclusivement en groupe, qui avait aussi diminuée deux ans après l'épidémie (Chapitre 2). L'épidémie s'est accompagnée d'une réduction du taux de formation de nouveaux groupes reproducteurs, d'une augmentation de la probabilité pour les dos argentés de perdre leur statut reproducteur, d'une augmentation des taux de transferts des adultes des deux sexes vers les groupes non-reproducteurs, et de la probabilité pour les femelles de transférer entre groupes reproducteurs (Chapitre 3 – Partie I). L'ensemble de ces effets signe l'impact délétère de l'épidémie sur le potentiel reproducteur de la population. Ainsi, deux ans après l'épidémie, la population se caractérisait par la petite taille de ses groupes reproducteurs et le petit nombre de femelles adultes qu'ils contenaient. Ces groupes nouvellement formés (dit « naissants ») ne comportaient que de très jeunes immatures (Chapitre 2). Ils étaient néanmoins, associés à une reprise de l'immigration et des naissances, les signes d'une reconstruction en cours de la population de Lokoué. Six ans après l'épidémie, la structure et la dynamique de la population affectée ne différaient plus de celles d'une population saine, si ce n'est par un taux d'immigration encore faible des individus non-reproducteurs et par des effectifs qui stagnaient (Chapitres 2 et 3 – Partie I).

Les atouts de l'espèce pour la récupération de ses populations

Nous n'avons montré aucune réponse compensatoire telles que l'augmentation de la fécondité ou des taux d'immigration, comme cela a déjà été observé chez d'autres espèces (e.g. Massot, *et al.*, 1992 ; Pistorius, *et al.*, 2001 ; voir Introduction). Cependant, malgré l'impact délétère sur le potentiel reproducteur, nous n'observons pas de diminution du taux de natalité (Chapitre 2). Les gorilles semblent disposer d'un certain nombre d'atouts pour la récupération de leurs populations. En effet, si la socialité et le système polygyne eurent un coût en favorisant la propagation du virus Ebola et donc le développement de l'épidémie, et en rendant particulièrement sensible le potentiel reproducteur de la population, la structure sociale du gorille de plaine de l'Ouest semble aussi avoir permis un début de récupération. Cette structure sociale préserve relativement mieux les dos argentés solitaires en cas d'épidémie, ce qui permet aux individus survivants de trouver rapidement protection auprès d'eux, puis aux femelles adultes de reformer de nouveaux groupes reproducteurs (Chapitre 2). Notre étude souligne en outre l'existence d'une tolérance des dos argentés envers les enfants dont ils ne sont pas le géniteur (Chapitre 2), ce qui représente une contribution majeure dans le débat actuel sur les risques d'infanticides chez les gorilles (Yamagiwa, *et al.*, 2009). Cette tolérance pourrait aussi être une caractéristique de l'espèce favorable à la

récupération de ses populations, en préservant les jeunes survivants de l'épidémie. Les capacités de dispersion des deux sexes de cette espèce sont aussi mises à contribution. À travers l'arrivée de nouvelles femelles adultes formant ou intégrant de nouveaux groupes reproducteurs, l'immigration eût un rôle important. Cependant, six ans après l'épidémie, la taille de la population est restée stable, ceci notamment du fait de l'émigration des mâles solitaires non-matures ([Chapitre 2](#)). Ces émigrations pouvaient s'expliquer par le faible nombre de femelles potentiellement ou prochainement reproductrices présentes dans la population en période post-épidémique. Or, une plus grande disponibilité de ces femelles pourrait être retardée du fait de la longue maturation des gorilles. Dans le long terme, un manque d'attractivité sociale serait préjudiciable : l'émigration de ces mâles, combinée au manque d'immigration de mâles non-reproducteurs, pourrait compromettre la récupération de la population, puisque la formation de nouveaux groupes reproducteurs repose notamment sur la disponibilité en dos argentés solitaires. Comme le montre notre analyse de sensibilité du modèle démographique proposé, l'immigration d'individus matures, et notamment de femelles, sera indispensable à la récupération à long-terme de la population ([Chapitre 3 – Partie II](#)). Pour cela, les conditions de l'environnement devront donc permettre une dynamique source-puit entre populations.

Les épidémies comme facteurs de fragmentation des populations

L'existence d'une dynamique source-puit est évidemment liée à la présence de populations sources. Pour évaluer l'impact à long-terme des épidémies à virus Ebola sur la population affectée, il nous faut donc considérer la population à plus large échelle, par exemple ici à l'échelle du parc national. L'impact des épidémies à cette échelle dépendra des modes d'émergence et de propagation du virus. Deux hypothèses sont proposées. Sur la base du déroulement temporel des épidémies ayant affecté les populations du Sanctuaire de Lossi, au Sud-Ouest du parc, et de la saline de Lokoué, l'hypothèse selon laquelle l'épidémie se propagerait selon un front de diffusion faisait craindre une atteinte généralisée de la population de gorilles du Parc National d'Odzala-Kokoua. Les inquiétudes d'une épidémie généralisée étaient d'autant plus importantes que le parc hébergeait la plus forte densité de gorilles connue. Nous avons montré que la population de Romani, située sur l'axe d'un front de diffusion potentiel Lossi/Lokoué, ne présentait pas les signes d'une population affectée par une épidémie à virus Ebola ([Chapitre 4](#)). Nos résultats n'appuient donc pas l'hypothèse d'une propagation uniquement par front de diffusion, et semblent plutôt en faveur de l'existence d'émergences locales et multiples du virus. Comme nous l'avons mentionné ([Chapitres 2 et 4](#)), d'autres populations du parc semblent avoir été affectées par l'épidémie. Cependant, nous pouvons

supposer que certains secteurs ont été épargnés, à l'instar de la population de Romani. Nous ne connaissons malheureusement pas l'impact d'Ebola sur la population à l'échelle régionale car aucun recensement global n'avait été effectué avant les épisodes épidémiques connus. Nous ne disposons donc pas de « points zéros » en dehors des populations de Maya Nord (Magliocca, *et al.*, 1999), de Lossi (Bermejo, 2004), et de Lokoué et Romani (cette étude). Seules ces deux dernières sont encore activement étudiées. Alors que la fragmentation des populations est plus classiquement attribuée à la destruction et la fragmentation des habitats, notre étude montre que des épisodes épidémiques peuvent également y conduire. Le plus ou moins grand isolement des populations affectées pourrait inhiber les flux géniques et les exposer à des facteurs d'extinction tels que la consanguinité, la stochasticité démographique, et l'effet Allee. Bien que la population de Lokoué ait conservé une bonne diversité génétique immédiatement après l'épidémie (Le Gouar, *et al.*, 2009), on peut craindre une perte de diversité sur un plus long terme si les flux géniques sont réduits. Par ailleurs, nous avons montré le rôle de l'immigration dans la récupération démographique des populations affectées par l'épidémie (Chapitres 2 et 3 – Partie II). Une fragmentation trop importante et prolongée constituerait donc un risque à long-terme pour ces populations. Des recensements de gorilles à l'échelle régionale apporteraient des données qui permettraient d'affiner notre évaluation des potentialités de récupération des populations affectées par les épidémies, *via* l'évaluation du potentiel en populations sources. L'absence d'immigration observée de groupes reproducteurs matures dans la population de Lokoué pourrait être le signe que l'épidémie aurait aussi touché les populations périphériques. Elle supposerait une faible densité de gorilles aux alentours, diminuant ainsi le potentiel en femelles adultes immigrantes.

Pour estimer de façon plus précise les potentialités de flux d'individus liés aux populations affectées par les épidémies, une vision de la dynamique à l'échelle régionale associée à une considération des aspects de métapopulation serait nécessaire. Nous savons que chez les mâles adultes il existe des individus longs migrants et courts migrants, tandis que les femelles tendent à migrer moins loin que les mâles (Douadi, *et al.*, 2007). Il faudrait pouvoir préciser les capacités de déplacement - en termes de distance, de fréquence et de critères de décision - respectives de ces catégories d'individus vers des zones affectées par Ebola. Nos observations montrent une dynamique relativement forte des populations visiteuses des salines (Chapitre 2 et 4). Ceci, associé au fait que les unités sociales visiteuses observées fréquentent les salines de manière parfois très espacée dans le temps, laisse penser qu'elles pourraient être susceptibles de faire des déplacements assez importants en forêt. Si cela était vérifié, ces modalités d'utilisation de l'espace représenteraient un atout pour une recolonisation assez rapide des zones affectées et pour des échanges d'individus

entre populations locales. Le suivi en forêt d'unités focales permet déjà d'étudier les modalités d'exploitation spatiale par les groupes reproducteurs (Bermejo, 2004 ; Cipolletta, 2004 ; Doran-Sheehy, *et al.*, 2004), mais ces études sont basées sur un nombre restreint de groupes, et semblent montrer que ce type d'unité aurait des domaines vitaux relativement stables. Nous nous intéresserions donc plutôt aux modalités de transferts d'individus entre unités, et au suivi d'individus dispersant à la recherche de partenaires reproducteurs, supposés présenter une mobilité plus importante. Cependant, le suivi de tels individus est difficilement réalisable en milieu dense. Un développement des études génétiques devra être effectué à l'échelle régionale pour préciser les flux migratoires entre populations et le degré d'isolement des populations locales.

Dispersion des individus et propagation des maladies, la contrepartie

Si cela permet de faciliter la récupération des populations affectées, la transmission du virus Ebola au sein d'une population régionale pourrait aussi être favorisée par de grandes capacités de déplacement des individus, comme cela est le cas pour la transmission de la maladie tumorale de la face (DFTD) affectant les Diablies de Tasmanie (Hamede, *et al.*, 2009). Pour évaluer ce risque, nous devrions mieux connaître les modalités de contacts entre individus et les probabilités de transmission interindividuelle et inter-unités du virus. Dans cette perspective et devant le manque de compréhension du mode de propagation du virus Ebola, le suivi en forêt d'unités focales est une approche complémentaire à la veille épidémiologique réalisée au niveau de populations de sites d'intérêt tels que les clairières. Les unités de certaines populations de gorilles de plaine de l'Ouest ayant des domaines vitaux ne se chevauchant pas ou seulement à leur périphérie (Tutin, 1996 ; Bermejo, 2004 ; Cipolletta, 2004 ; Lokoué : Devos, 2008), on peut imaginer que, même à forte densité, les contacts inter-unités restent restreints, et principalement réalisés par le biais de transferts d'individus. Ainsi, comme pour la transmission de la DFTD qui se fait par le biais de morsures (Hamede, *et al.*, 2009), la transmission par contact du virus Ebola pourrait se révéler en partie fréquence-dépendante. Resterait à évaluer la probabilité de contamination auprès d'autres espèces sensibles, d'espèces réservoirs, ou de sites contaminés. Ainsi, un développement d'études épidémiologiques permettrait de mieux estimer le risque épidémique en fonction de notre connaissance des densités et dynamiques des populations, en définissant notamment le seuil de densité permettant l'émergence d'une épidémie. Dans le cadre d'une évaluation sanitaire des populations locales, une meilleure connaissance de l'épidémiologie du virus Ebola permettrait aussi de mieux évaluer la proportion dans laquelle une épidémie peut affecter une population selon sa densité ; et ainsi la mesure dans laquelle nous sommes capables, à partir d'indicateurs issus d'une

population très fortement affectée, de détecter le passage d'une épidémie dans des populations de différentes densités. L'ensemble permettrait de mieux évaluer le risque épidémique auquel est soumise une population régionale, mais aussi chaque population locale. La compréhension des modes d'émergence et de propagation des épidémies revêt en outre une importance capitale dans le cadre de la veille sanitaire concernant les populations humaines pour lesquelles les épidémies à virus Ebola constituent un problème de santé publique.

Perspectives de développement en modélisation

Montrant que la maladie peut affecter le potentiel reproducteur, l'immigration, et la dynamique sociale, cette étude souligne aussi le besoin de développer des modèles démographiques de viabilité des populations intégrant ces différents impacts de la maladie. Par l'estimation de paramètres permettant de mieux appréhender le fonctionnement des populations de gorilles de plaine de l'Ouest, les résultats de cette étude ont permis de proposer une projection de la dynamique à long-terme de la population de Lokoué affectée par l'épidémie. Cette projection pourra être précisée notamment en prenant en compte la structure sociale de l'espèce, mais aussi son fonctionnement en terme de dynamique à l'échelle régionale, soit inter-populations locales, puisque nous pensons qu'il s'agit d'un élément clé de la récupération des populations de gorilles de plaine de l'Ouest ayant subi un effondrement démographique.

Finalement, nous montrons que les populations de plaine de l'Ouest ont une certaine capacité de récupération suite à un effondrement démographique de 95 % et un impact accentué sur leur potentiel reproducteur. Cependant, la longue maturation des individus et le faible taux de fécondité de ce grand primate ralentissent considérablement la récupération des effectifs de la population ; et notre projection actuelle ne permet pas de prédire la récupération de la population de Lokoué. Notre étude incite donc à considérer avec beaucoup de précaution les conclusions de P. Walsh et ses collaborateurs (Walsh, *et al.*, 2003 ; Ryan et Walsh, 2011) envisageant une récupération des populations en environ 130 ans, et pour lesquelles le manque de paramètres spécifiques et caractéristiques d'une population affectée était probablement une source d'incertitude importante. L'immigration apparaît comme le facteur indispensable de cette récupération, et nous ne pouvons qu'espérer, qu'à moyen terme, l'accroissement du potentiel reproducteur au sein de la population de Lokoué la favorisera. Nous mettons ainsi en évidence un

impact à long-terme des épidémies à virus Ebola, qui présente le risque de fragmenter les populations, freinant potentiellement leur vitesse de récupération. Nous confirmons donc que le virus Ebola représente une menace pour la persistance à long-terme des populations de gorilles de plaine de l'Ouest. La poursuite à long-terme des suivis des populations permettra de préciser leur capacité de récupération en cas d'épidémie, mais permettra aussi de continuer à assurer leur veille épidémiologique.

L'apport de notre étude pour la conservation des gorilles de plaine de l'Ouest

La mise en évidence, d'une part, du rôle indispensable de l'immigration pour la récupération des populations ayant subi un effondrement démographique, et, d'autre part, du risque de fragmentation des populations à l'échelle régionale du fait d'un impact hétérogène des épidémies, souligne l'importance de la préservation d'aires naturelles suffisamment étendues pour permettre les flux d'individus entre populations locales plus ou moins isolées. Si tant est que l'on puisse définir les caractéristiques d'un corridor écologique favorable aux flux de gorilles, la préservation de zones naturelles restreintes reliées entre elles par des corridors n'est pas une solution satisfaisante, puisqu'offrant plus d'opportunités de contacts avec les populations humaines alentours. Or, de manière plus générale, le risque de transmission de pathogènes entre l'espèce humaine et les primates non-humains, et la proximité croissante de leurs populations, font que les maladies infectieuses sont identifiées comme menace sérieuse pour les populations de primates, au même titre que la chasse et la destruction de leur habitat (Chapman et Peres, 2001). Ainsi, alors qu'en Afrique de l'Est et de l'Ouest les zones protégées tendent à se restreindre à de petites zones au sein d'aires à fortes densités humaines, nous insistons sur l'importance de la conservation de larges aires naturelles protégées pour la préservation des populations de gorilles de plaine de l'Ouest.

- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T. and Schmidt K.P. **1949**. *Principles of animal ecology*. Saunders Co., Philadelphia, USA.
- Allela L., Bourry O., Pouillot R., Delicat A., Yaba P., Kumulungui B., Rouquet P., Gonzalez J.P. and Leroy E.M. **2005**. *Ebola virus antibody prevalence in dogs and human risk*. *Emerging Infectious Diseases*, 11: 385-390.
- Allendorf F.W. **1986**. *Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity*. *Zoo Biology*, 5: 181-190.
- Altizer S., Nunn C.L., Thrall P.H., Gittleman J.L., Antonovics J., Cunningham A.A., Dobson A.P., Ezenwa V., Jones K.E., Pedersen A.B., Poss M. and Pulliam J.R.C. **2003**. *Social organization and parasite risk in mammals: Integrating theory and empirical studies*. *Annual Review Of Ecology Evolution And Systematics*, 34: 517-547.
- Amundson C.L. and Arnold T.W. **2011**. *The role of predator removal, density-dependence, and environmental factors on Mallard duckling survival in North Dakota*. *Journal of Wildlife Management*, 75(6): 1330-1339.
- Anderson R.M. and May R.M. **1986**. *The invasion, persistence and spread of infectious diseases within animal and plant communities*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 314: 533-568.
- Anyamba A., Linthicum K.J., Small J., Britch S.C., Pak E., de La Rocque S., Formenty P., Hightower A.W., Breiman R.F., Chretien J.P., Tucker C.J., Schnabel D., Sang R., Haagsma K., Latham M., Lewandowski H.B., Magdi S.O., Mohamed M.A., Nguku P.M., Reynes J.M. and Swanepoel R. **2010**. *Prediction, assessment of the rift valley fever activity in east and southern Africa 2006-2008 and possible vector control strategies*. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 83(2)Suppl.: 43-51.
- Baumgartner W., Alldinger S., Beineke A., Groters S., Herden C., Kaim U., Muller G., Seeliger F., Van Moll P. and Wohlsein P. **2003**. *Canine distemper virus - an agent looking for new hosts*. *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift*, 110(4): 137-+.
- Bausch D.G., Towner J.S., Dowell S.F., Kaducu F., Lukwiya M., Sanchez A., Nichol S.T., Ksiazek T.G. and Rollin P.E. **2007**. *Assessment of the risk of Ebola virus transmission from bodily fluids and fomites*. *Journal of Infectious Diseases*, 196(s2): S142-S147.
- Begon M., Harper J.L. and Townsend C.R. **1990**. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell, Boston, USA. pp. 1068
- Beissinger S.R. and Westphal M.I. **1998**. *On the use of demographic models of population viability in endangered species management*. *Journal of Wildlife Management*, 62: 821-841.
- Bell G. **1980**. *The costs of reproduction and their consequences*. *American Naturalist* 116: 45-76.
- Bender D.J., Contreras T.A. and Fahrig L. **1998**. *Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect*. *Ecology*, 79(2): 517-533.

- Bengtson J.L. and Siniff D.B. **1981**. *Reproductive aspects of female crab-eater seals (Lobodon carcinophagus) along the antarctic peninsula*. Canadian Journal of Zoology, 59(1): 92-102.
- Benton T.G. and Grant A. **1999**. *Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology*. Trends in Ecology & Evolution, 14(12): 467-471.
- Benton T.G. and Beckerman A.P. **2005**. *Population dynamics in a noisy world: lessons from a mite experimental system*. Advances in Ecological Research, 37: 143-181.
- Bermejo M. **1995**. *Recensement des gorilles et des chimpanzés du Parc National d'Odzala*. Ecofac-Congo, AGRECO-CTFT.
- Bermejo M. **1997**. *Study of western lowland gorillas in the Lossi Forest of North Congo and a pilot gorilla tourism plan*. Gorilla Conservation News, 11: 6-7.
- Bermejo M. **1999**. *Status and conservation of primates in Odzala National Park, Republic of the Congo*. Oryx, 33(4): 323-331.
- Bermejo M. **2004**. *Home-range use and intergroup encounters in western gorillas (Gorilla g. gorilla) at Lossi Forest, North Congo*. American Journal of Primatology, 64: 223-232.
- Bermejo M., Rodriguez-Teijeiro J.D., Illera G., Barroso A., Vila C. and Walsh P.D. **2006**. *Ebola outbreak killed 5000 gorillas*. Science, 314: 1564-1564.
- Besbeas P., Lebreton J.D. and Morgan B.J.T. **2003**. *The efficient integration of abundance and demographic data*. J. R. Stat. Soc. Ser. C-Appl. Stat., 52: 95-102.
- Bessa-Gomes C., Legendre S. and Clobert J. **2004**. *Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes*. Ecology Letters, 7(9): 802-812.
- Biek R., Walsh P.D., Leroy E.M. and Real L.A. **2006**. *Recent common ancestry of Ebola Zaire virus found in a bat reservoir*. PLoS Pathogens, 2(10): 885-886.
- Bijleveld A.I., Egas M., Van Gils J.A. and Piersma T. **2010**. *Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates?* Oikos, 119(2): 277-285.
- Bijlsma R., Bundgaard J. and Boerema A.C.. **2000**. *Does inbreeding affect the extinction risk of small populations?: predictions from Drosophila*. Journal of Evolutionary Biology, 13(3): 502-514.
- Binder S., Levitt A.M., Sacks J.J. and Hughes J.M. **1999**. *Emerging Infectious Diseases: Public Health Issues for the 21st Century*. Science, 284(5418): 1311-1313.
- Blake S., Rogers M.E., Fay J.M., Ngangoué M. and Ebéké G. **1995**. *Swamp gorillas in northern Congo*. African Journal of Ecology, 33: 285-290.
- Blake S. **2006**. *Final report on elephant and ape surveys in the Odzala-Kokoua National Park, 2005*. In: *Espèces phares* (Ed. by Wildlife Conservation Society/MEFE), pp. 28.
- Bonenfant C., Gaillard J. M., Coulson T., Festa-Bianchet M., Loison A., Garel M., Loe L.E., Blanchard P., Pettorelli N., Owen-Smith N., Du Toit J. and Duncan P. **2009**. *Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores*. Advances in Ecological Research, 41: 313-357.

- Borio L., Inglesby T., Peters C.J., Schmaljohn A.L., Hughes J.L., Jahrling P.B., Ksiazek T., Johnson K.M., Meyerhoff A., O'Toole T., Ascher M.S., Barlett J., Breman J.G., Eitzen E.M.J., Hamburg M., Hauer J., Henderson D.A., Johnson R.T., Kwik G., Layton M., Lillibridge S., Nabel G.J., Osterholm M.T., Perl T.M., Russell P. and Tonat K. **2009**. *Hemorrhagic fever viruses as biological weapons - Medical and public health management*. Journal of the American Medical Association, 287(18): 2391-2405.
- Bowen E.T.W., Platt G.S., Lloyd G., Baskerville A., Harris W.J. and Vella E.E. **1977**. *Viral haemorrhagic fever in southern Sudan and northern Zaire*. The Lancet, 309(8011): 571-573.
- Bowen W.D., Capstick C.K. and Sergeant D.E. **1981**. *Temporal changes in the reproductive potential of female harp seals (Pagophilus groenlandicus)*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38(495-503).
- Bradley B.J., Doran-Sheehy D.M., Lukas D., Boesch C. and Vigilant L. **2004**. *Dispersed male networks in western gorillas*. Current Biology, 14(6): 510-513.
- Bradshaw C.J.A. and Brook B.W. **2005**. *Disease and the devil: density-dependent epidemiological processes explain historical population fluctuations in the Tasmanian devil*. Ecography, 28(2): 181-190.
- Branch L.C., Villarreal D. and Fowler G.S. **1993**. *Recruitment, dispersal, and group fusion in a declining population of the plains vizcacha (Lagostomus maximus, Chinchillidae)*. Journal of Mammalogy, 74(1): 9-20.
- Breining D.R., Brugman M.A. and Stith B.M. **1999**. *Influence of habitat quality, catastrophes, and population size on extinction risk of the Florida scrub-jay*. Wildlife Society Bulletin, 27(3): 810-822.
- Bretagnolle V., Inchausti P., Seguin J.F.O. and Thibault J.C. **2004**. *Evaluation of the extinction risk and of conservation alternatives for a very small insular population: the bearded vulture Gypaetus barbatus in Corsica*. Biological Conservation, 120(1): 19-30.
- Breuer T., Breuer-Ndoundou Hockemba M., Olejniczak C., Parnell R.J. and Stokes E.J. **2009**. *Physical maturation, life-history classes and age estimates of free-ranging western gorillas—Insights from Mbeli Bai, Republic of Congo*. American Journal of Primatology, 71: 106-119.
- Breuer T., Robbins A.M., Olejniczak C., Parnell R.J., Stokes E.J. and Robbins M.M. **2010**. *Variance in the male reproductive success of western gorillas: acquiring females is just the beginning*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 64: 515-528.
- Brochier B., Kieny M., Costy F., Coppens P., Bauduin B., Lecocq J., Languet B., Chappuis G., Desmettre P., Afiademanyo K., Libois R. and Pastoret P. **1991**. *Large-scale eradication of rabies using recombinant vaccinia rabies vaccine*. Nature, 354(6354): 520-522.
- Brown J.H. and Kodric-Brown A. **1977**. *Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction*. Ecology, 58(2): 445-449.

- Brownie C., Hines J.E., Nichols J.D., Pollock K.H. and Hestbeck J.B. **1993**. *Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions*. *Biometrics*, 49: 1173-1187.
- Burnham K.P. and Anderson D.R. **1984**. *Tests of compensatory versus additive mortality in mallards*. *Ecology*, 65: 105-112.
- Burnham K.P. and Anderson D.R. **1998**. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York. pp. 488
- Busico K.M., Marshall K.L., Ksiazek T.G., Roels T.H., Fleerackers Y., Feldmann H., Khan A.S. and Peters C.J. **1999**. *Prevalence of IgG antibodies to Ebola virus in individuals during an Ebola outbreak, Democratic Republic of the Congo, 1995*. *The Journal of Infectious Diseases*, 179(s1): S102-S107.
- Bwaka M.A., Bonnet M.J., Calain P., Colebunders R., De Roo A., Guimard Y., Ratwiki K.R., Kibadi K., Kipasa M.A., Kuvula K.J., Mapanda B.B., Massamba M., Mupapa K.D., Muyenbe-Tamfum J.-J., Ndaberey E., Peters C.J., Rollin P.E. and Van den Enden E. **1999**. *Ebola hemorrhagic fever in Kikwit, Democratic Republic of the Congo: Clinical Observations in 103 Patients*. *Journal of Infectious Diseases*, 179: S1-S7.
- Cahn M.L., Conner M.M., Schmitz O.J., Stephenson T.R., Wehausen J.D. and Johnson H.E. **2011**. *Disease, population viability, and recovery of endangered Sierra Nevada bighorn sheep*. *Journal of Wildlife Management*, 75(8): 1753-1766.
- Caillaud D., Levréro F., Cristescu R., Gatti S., Dewas M., Douadi M., Gautier-Hion A., Raymond M. and Ménard N. **2006**. *Gorilla susceptibility to Ebola virus: The cost of sociality*. *Current Biology*, 16(13): 489-491.
- Caillaud D., Levréro F., Gatti S., Ménard N. and Raymond M. **2008**. *Influence of male morphology on male mating status and behavior during interunit encounters in western lowland gorillas*. *American Journal of Physical Anthropology*, 135(4): 379-388.
- Carroll R.W. **1988**. *Relative density, range extension, and conservation potential of the lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Dzanga-Sangha region of southwestern Central African Republic*. *Mammalia*, 52(3): 309-323.
- Caswell H. **2001**. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, USA, pp. 722.
- Caughley G. **1977**. *Analysis of vertebrate populations*. The Pitman Press, Bath.
- Chapman C.A., Wrangham R.W. and Chapman L.J. **1995**. *Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1): 59-70.
- Chapman C.A. and Peres C.A. **2001**. *Primate conservation in the new millennium: The role of scientists*. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10(1): 16-33.
- Chapman C.A., Gillespie T.R. and Goldberg T.L. **2005**. *Primates and the ecology of their infectious diseases: How will anthropogenic change affect host-parasite interactions?* *Evolutionary Anthropology*, 14: 134-144.

- Choquenot D. **1991**. *Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys - Testing the food hypothesis*. *Ecology*, 72(3): 805-813.
- Choquet R., Rouan L. and Pradel R. **2009**. *Program E-SURGE: a software application for fitting multi-event models*. In: *Environmental and Ecological Statistics* (Ed. by Thomson D.L., Cooch E.G. and Conroy M.J.). Vol. 3, pp. 845-865.
- Chowell G., Hengartner N.W., Castillo-Chavez C., Fenimore P.W. and Hyman J.M. **2004**. *The basic reproductive number of Ebola and the effects of public health measures: the cases of Congo and Uganda*. *Journal of Theoretical Biology*, 229(1): 119-126.
- Cipolletta C. **2004**. *Effects of group dynamics and diet on the ranging patterns of a western gorilla group (Gorilla gorilla gorilla) at Bai Hokou, Central African Republic*. *American Journal of Primatology*, 64(2): 193-205.
- Coulson T., Milner-Gulland E.J. and Clutton-Brock T. **2000**. *The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 1771-1779.
- Coulson T., Guinness F., Pemberton J. and Clutton-Brock T. **2004**. *The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling*. *Ecology*, 85(2): 411-422.
- Courchamp F., Clutton-Brock T. and Grenfell B. **1999**. *Inverse density dependence and the Allee effect*. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10): 405-410.
- Courchamp F. and Macdonald D.W. **2001**. *Crucial importance of pack size in the African wild dog Lycaon pictus*. *Animal Conservation*, 4(2): 169-174.
- Cox N.J., McCormick J.B., Johnson K.M. and Kiley M.P. **1983**. *Evidence for two subtypes of Ebola virus based on oligonucleotide mapping for RNA*. *Journal of Infectious Diseases*, 147: 272-275.
- Creel S. **1992**. *Cause of wild dog deaths*. *Nature*, 360(6405): 633-633.
- Creel S. and Creel M. **2009**. *Density dependence and climate effects in Rocky Mountain elk: an application of regression with instrumental variables for population time series with sampling error*. *Journal of Animal Ecology*, 78: 1291-1297.
- Cristescu R. **2005**. *Etude de populations de gorilles de plaine occidentale (Gorilla gorilla gorilla) ayant été affectées ou non par un crash démographique dans le Parc National d'Odzala, République du Congo*. Thesis, Faculté de Médecine de Nantes, Nantes, France.
- Daszak P. and Cunningham A.A. **1999**. *Extinction by infection*. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7): 279-279.
- Daszak P., Cunningham A.A. and Hyatt A.D. **2000**. *Emerging infectious diseases of wildlife: threats to biodiversity and human health*. *Science*, 287(5452): 443-449.
- Daszak P., Cunningham A.A. and Hyatt A.D. **2001**. *Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife*. *Acta Tropica*, 78: 103-116.

- Davies T.J. and Pedersen A.B. **2008**. *Phylogeny and geography predict pathogen community similarity in wild primates and humans*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1643): 1695-1701.
- De Castro F. and Bolker B. **2005**. *Mechanisms of disease-induced extinction*. *Ecology Letters*, 8(1): 117-126.
- De Kroon H., van Groenendael J. and Ehrlén J. **2000**. *Elasticities: A review of methods and model limitations*. *Ecology*, 81(3): 607-618.
- Delibes-Mateos M., Ferreras P. and Villafuerte R. **2009**. *European rabbit population trends and associated factors: a review of the situation in the Iberian peninsula*. *Mammal Review*, 30(2): 124-140.
- Deuse P. **1960**. *Etude écologique et phytosociologique de la végétation des Esobes de la région du lac Tumba (Congo belge)*. In: *Académie Royales des Sciences d'Outre-Mer, Classe des Sciences Naturelles et Médicales*. Tome XI, fascicule 3.
- Devos C. **2008**. *Ecologie d'une population de gorilles de plaine de l'ouest (Gorilla gorilla gorilla) autour du complexe de clairières de Lokoué, Parc National d'Odzala, République du Congo : Implications pour la conservation*. Thesis, Université de Liège, Liège, Belgique.
- Devos C., Sanz C., Morgan D., Onononga J.R., Laporte N. and Huynen M.C. **2008a**. *Comparing ape densities and habitats in northern Congo: Surveys of sympatric gorillas and chimpanzees in the Odzala and Ndoki regions*. *American Journal of Primatology*, 70(5): 439-451.
- Devos C., Walsh P.D., Arnhem E. and Huynen M.C. **2008b**. *Monitoring population decline: can transect surveys detect the impact of the Ebola virus on apes?* *Oryx*, 42(03): 367-374.
- Dobson A. and Foufopoulos J. **2001**. *Emerging infectious pathogens of wildlife*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1411): 1001-1012.
- Dobson F.S. **1982**. *Competition formates and predominant juvenile male dispersal in mammals*. *Animal Behaviour*, 30: 183-192.
- Donazar J.A. and Fernandez C. **1990**. *Population trends of the griffon vulture Gyps fulvus in northern Spain between 1969 and 1989 in relation to conservation measures*. *Biological Conservation*, 53: 83-91.
- Doran-Sheehy D.M. and Boesch C. **2004**. *Behavioral ecology of western gorillas: New insights from the field*. *American Journal of Primatology*, 64(2): 139-143.
- Doran-Sheehy D.M., Greer D., Mongo P. and Schwindt D. **2004**. *Impact of ecological and social factors on ranging in western gorillas*. *American Journal of Primatology*, 64(2): 207-222.
- Doran D. and Greer D. **2002**. *The influence of swamp use and fruit consumption on western gorilla (Gorilla gorilla gorilla) ranging behavior at Mondika Research Center*. *American Journal of Physical Anthropology*, 117(s34): S64-S65.
- Douadi M. **2004**. *Projet "Espèces phares", ECOFAC. Rapport de mission : 8 mars - 8 juin 2004*. UMR 6553 ECOBIO. pp. 7.

- Douadi M. **2007**. *Variabilité des marqueurs à transmission uniparentale et mise en évidence de différences de comportements de dispersion et de reproduction entre mâles et femelles chez le gorille de plaine de l'ouest (Gorilla gorilla gorilla)*. Thesis, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Douadi M.I., Gatti S., Levrero F., Duhamel G.T., Bermejo M., Vallet D., Menard N. and Petit E.J. **2007**. *Sex-biased dispersal in western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla)*. *Molecular Ecology*, 16(11): 2247-2259.
- Dufour V. and Petit O. **2010**. *Recognition of monkey faces by monkey experts*. *Journal of Ethology*, 28(2): 231-238.
- Eberhardt L.L. **1985**. *Assessing the dynamics of wild populations*. *Journal of Wildlife Management*, 49(4): 997-1012.
- Epstein P.R. **2001**. *Climate change and emerging infectious diseases*. *Microbes and Infection*, 3(9): 747-754.
- Fahrig L. **2003**. *Effects of habitat fragmentation on biodiversity*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 487-515.
- Fausther-Bovendo H., Mulangu S. and Sullivan N.J. **2012**. *Ebolavirus vaccines for humans and apes*. *Current Opinion in Virology*, 2(3): 324-329.
- Fay M.J., Agnagna M., Moore J. and Oko R. **1989**. *Gorillas (Gorilla gorilla gorilla) in the Likouala swamp forests of North Central Congo : Preliminary data on populations and ecology*. *International Journal of Primatology*, 10(5): 477-486.
- Feldmann H., Volchkov V.E., Volchkova V.A., Ströher U. and Klenk H-D. **2001**. *Biosynthesis and role of filoviral glycoproteins*. *Journal of General Virology*, 82(12): 2839-2848.
- Feldmann H., Wahl-Jensen V., Jones S.M. and Ströher U. **2004**. *Ebola virus ecology: a continuing mystery*. *Trends in Microbiology*, 12(10): 433-437.
- Feldmann H. and Geisbert T.W. **2011**. *Ebola haemorrhagic fever*. *Lancet*, 377: 849-862.
- Fischer F. and Linsenmair K.E. **2002**. *Demography of a west African kob (Kobus kob kob) population*. *African Journal of Ecology*, 40: 130-137.
- Foley C.A.H. and Faust L.J. **2010**. *Rapid population growth in an elephant Loxodonta africana population recovering from poaching in Tarangire National Park, Tanzania*. *Oryx*, 44(2): 205-212.
- Formenty P., Boesch C., Wyers M., Steiner C., Donati F., Dind F., Walker F. and Le Guenno B. **1999**. *Ebola virus outbreak among wild chimpanzees living in a rain forest of Côte d'Ivoire*. *Journal of Infectious Diseases*, 179(s1): S120-126.
- Formenty P., Libama F., Epelboin A., Allaranger Y., Leroy E., Moudzeo H., Tarangonia P., Molamou A., Lenzi M., Ait-Ikhlef K., Hewlett B., Roth C. and Grein T. **2003**. *Outbreak of Ebola hemorrhagic fever in the Republic of the Congo, 2003: a new strategy?* *Médecine Tropicale*, 63(3): 291-295.

- Formenty P., Leroy E.M., Epelboin A., Libama F.O., Lenzi M., Sudeck H., Yaba P., Allaranger Y., Boumandouki P., Nkounkou V.B., Drosten C., Grolla A., Feldmann H. and Roth C. **2006**. *Detection of Ebola virus in oral fluid specimens during outbreaks of Ebola virus hemorrhagic fever in the Republic of Congo*. Clinical Infectious Diseases, 42(11): 1521-1526.
- Fowler C.W. **1987**. *A review of density dependence in populations of large mammals*. Current Mammalogy, 1: 401-441.
- Franco M. and Silvertown J. **1997**. *Life history variation in plants: an exploration of fast-slow continuum hypothesis*. In: *Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution* (Ed. by Silvertown J., Franco M. and Harper J.L.), pp. 210-226, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Franzen M. **2006**. *Evaluating the sustainability of hunting: a comparison of harvest profiles across three Huaorani communities*. Environmental Conservation, 33(1): 36-45.
- Frederiksen M. and Bregnballe T. **2000**. *Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resightings*. Journal of Animal Ecology, 69(5): 737-752.
- Gaillard J.M., Pontier D., Allaine D., Lebreton J.D., Trouvilliez J. and Clobert J. **1989**. *An analysis of demographic tactics in birds and mammals*. Oikos 56: 59-76.
- Gaillard J.M., Sempere A.J., Boutin J.M., Vanlaere G. and Boisaubert B. **1992**. *Effects of age and body-weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (Capreolus capreolus)*. Canadian Journal of Zoology, 70(8): 1541-1545.
- Gaillard J.M., Festabianchet M. and Yoccoz N.G. **1998**. *Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival*. Trends in Ecology & Evolution, 13: 58-63.
- Gaillard J.M., Yoccoz N.G., Lebreton J.D., Bonenfant C., Devillard S., Loison A., Pontier D. and Allaine D. **2005**. *Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations*. The American Naturalist, 166(1): 119-123.
- Galindo P. and Srihongse S. **1967**. *Evidence of recent jungle yellow-fever activity in eastern Panama*. Bulletin of the World Health Organization, 36: 151-161.
- Gandon S. and Rousset F. **1999**. *Evolution of stepping-stone dispersal rates*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 266: 2507-2513.
- Garner K.J. and Ryder O.A. **1996**. *Mitochondrial DNA diversity in gorillas*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 6(1): 39-48.
- Gatti S., Levréro F., Ménard N. and Gautier-Hion A. **2004**. *Population and group structure of western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla) at Lokoué, Republic of Congo*. American Journal of Primatology, 63(3): 111-180.
- Gatti S. **2005**. *Structure, dynamique et génétique d'une population de gorille de plaine de l'ouest (Gorilla gorilla gorilla) au nord de la République du Congo*. Thesis, Université de Rennes 1, Rennes, France.

- Genton C., Cristescu R., Gatti S., Levréro F., Bigot E., Caillaud D., Pierre J.S. and Ménard N. **2012**. *Recovery potential of a western lowland gorilla population following a major Ebola outbreak: Results from a ten year study*. PLoS ONE, 7(5): e37106-e37106.
- Geoffroy St. Hilaire I. **1852**. *Sur les rapports naturels du gorille : Remarques faites suite à la lecture de M. Duvernoy*. Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 36: 933-936.
- Georges A.J., Leroy E.M., Renaut A.A., Benissan C.T., Nabias R.J., Ngoc M.T., Obiang P.I., Lepage J.P.M., Bertherat E.J., Bénoni D.D., Wickings E.J., Amblard J.P., Lansoud-Soukate J.M., Milleliri J.M., Baize S. and Georges-Courbot M-C. **1999**. *Ebola hemorrhagic fever outbreaks in Gabon, 1994-1997: Epidemiologic and health control issues*. The Journal of Infectious Diseases, 179(s1): S65-S75.
- Gerber L.R., Buenau K.E. and Vanblaricom G. **2004**. *Density dependence and risk of extinction in a small population of sea otters*. Biodiversity and Conservation, 13(14): 2741-2757.
- Gilpin E. and Soulé M.E. **1986**. *Minimum Viable Populations: Processus d'extinction des espèces* In: *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (Ed. by Soulé M.E.). pp. 19-34 Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ginsberg J.R. and Milner-Gulland E.J. **1994**. *Sex-biased harvesting and population-dynamics in ungulates - Implications for conservation and sustainable use*. Conservation Biology, 8: 157-166.
- Ginsberg J.R., Mace G.M. and Albon S. **1995**. *Local extinction in a small and declining population - Wild dogs in the Serengeti*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 262(1364): 221-228.
- Girard David L. **2006**. *Impact du virus Ebola sur la diversité et la structure génétique de deux populations de gorilles des plaines de l'Ouest (Gorilla gorilla gorilla)*. Thesis, University of Rennes 1, Rennes.
- Goldsmith M.L. **1999**. *Ecological constraints on the foraging effort of western Gorillas (Gorilla gorilla gorilla) at Bai Hokou, Central African Republic*. International Journal of Primatology, 20(1): 1-23.
- Gonzalez J.P., Nakoune E., Slenczka W., Vidal P. and Morvan J.M. **2000**. *Ebola and Marburg virus antibody prevalence in selected populations of the Central African Republic*. Microbes and Infection, 2: 39-44.
- Gonzalez J.P., Herbreteau V., Morvan J. and Leroy E.M. **2005**. *Ebola virus circulation in Africa: a balance between clinical expression and epidemiological silence*. Bulletin de la Société de Pathologie Exotique (1990), 98(3).
- Grard G., Biek R., Tamfum J.J.M., Fair J., Wolfe N., Formenty P., Paweska J. and Leroy E. **2011**. *Emergence of divergent Zaire ebolavirus strains in Democratic Republic of the Congo in 2007 and 2008*. Journal of Infectious Diseases, 204: S776-S784.
- Grenier M.B., McDonald D.B. and Buskirk S.W. **2007**. *Rapid population growth of a critically endangered carnivore*. Science, 317: 779.

- Grimm V., Dorndorf N., Frey-Roos F., Wissel C., Wyszomirski T. and Arnold W. **2003**. *Modelling the role of social behavior in the persistence of the alpine marmot Marmota marmota*. Oikos, 102(1): 124-136.
- Groseth A., Jones S., Artsob H. and Feldmann H. **2005**. *Hemorrhagic fever viruses as biological weapons*. In: *Bioterrorism and infectious agents: A new dilemma for 21st century* (Ed. by Fong I. and Alibek K.). pp. 169-191. Springer, New York, USA.
- Groseth A., Feldmann H. and Strong J.E. **2007**. *The ecology of Ebola virus*. Trends in Microbiology, 15(9): 408-416.
- Gross L. **2005**. *Charting the path of the deadly Ebola virus in Central Africa*. Plos Biology, 3(11): e403.
- Groves C.P. **2001**. *Primate taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA. pp. 350.
- Groves C.P. **2003**. *A history of gorilla taxonomy*. In: *Gorilla biology: a multidisciplinary perspective* (Ed. by Taylor A.B. and Goldsmith M.L.). pp. 15-34. Cambridge University Press, New York.
- Gudelj I. and White K.A.J. **2004**. *Spatial heterogeneity, social structure and disease dynamics of animal populations*. Theoretical Population Biology, 66: 139-149.
- Guiler E.R. **1964**. *Tasmanian devils*. Australian Natural History, 14: 360-362.
- Guiler E.R. **1992**. *The Tasmanian devil*. St. David's Park Publ.
- Hadley G.L., Rotella J.J., Garrott R.A. and Nichols J.D. **2006**. *Variation in probability of first reproduction of Weddell seals*. Journal of Animal Ecology, 75: 1058-1070.
- Hamede R.K., McCallum H. and Jones M. **2008**. *Seasonal, demographic and density-related patterns of contact between Tasmanian devils (Sarcophilus harrisii): Implications for transmission of devil facial tumour disease*. Austral Ecology, 33(5): 614-622.
- Hamede R.K., Bashford J., McCallum H. and Jones M. **2009**. *Contact networks in a wild Tasmanian devil (Sarcophilus harrisii) population: using social network analysis to reveal seasonal variability in social behaviour and its implications for transmission of devil facial tumour disease*. Ecology Letters, 12(11): 1147-1157.
- Hanski I. and Gilpin M. **1991**. *Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain*. Biological Journal of Linnean Society, 42: 3-16.
- Harcourt A.H. and Greenberg J. **2001**. *Do gorilla females join males to avoid infanticide? A quantitative model*. Animal Behaviour, 62(5): 905-915.
- Harrington R., Owen-Smith N., Viljoen P.C., Biggs H.C., Mason D.R. and Funston P. **1999**. *Establishing the causes of the roan antelope decline in the Kruger National Park, South Africa*. Biological Conservation, 90: 69-78.
- Harvell C.D., Kim K., Burkholder J.M., Colwell R.R., Epstein P.R., Grimes D.J., Hofmann E.E., Lipp E.K., Osterhaus A.D.M.E., Overstreet R.M., Porter J.W., Smith G.W. and Vasta G.R. **1999**. *Emerging marine diseases-climate links and anthropogenic factors*. Science, 285(5433): 1505-1510.

- Harvell C.D., Mitchell C.E., Ward J.R., Altizer S., Dobson A.P., Ostfeld R.S. and Samuel M.D. **2002**. *Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota*. Science, 296(5576): 2158-2162.
- Hawkins C.E., Baars C., Hesterman H., Hocking G.J., Jones M.E., Lazenby B., Mann D., Mooney N., Pemberton D., Pyecroft S., Restani M. and Wiersma J. **2006**. *Emerging disease and population decline of an island endemic, the Tasmanian devil Sarcophilus harrisii*. Biological Conservation, 131: 307-324.
- Haydon D.T., Laurenson M.K. and Sillero-Zubiri C. **2002**. *Integrating epidemiology into population viability analysis: Managing the risk posed by rabies and canine distemper to the Ethiopian wolf*. Conservation Biology, 16(5): 1372-1385.
- Heard G.W., Scroggie M.P. and Malone B.S. **2012**. *Classical metapopulation theory as a useful paradigm for the conservation of an endangered amphibian*. Biological Conservation, 148(1): 156-166.
- Heard M., Smith K.F. and Ripp K. **2011**. *Examining the evidence for chytridiomycosis in threatened amphibian species*. PloS One, 6(8): e23150.
- Hecketsweiler P., Doumenge C. and Moukoko Ibonga J. **1991**. *Le Parc National d'Odzala, Congo*. Ed. by UICN. Gland (Suisse), Cambridge (Grande-Bretagne), pp. 334.
- Heppell S., Pfister C. and de Kroon H. **2000a**. *Elasticity analysis in population biology: Methods and applications*. Ecology, 81(3): 605-606.
- Heppell S.S., Caswell H. and Crowder L.B. **2000b**. *Life histories and elasticity patterns: Perturbation analysis for species with minimal demographic data*. Ecology, 81(3): 654-665.
- Hervé M. **2011**. *Diverse basic statistical and graphical functions accompanying the french book 'Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie'*. Version 0.9-5.
- Hilker F.M., Langlais M. and Malchow H. **2009**. *The Allee effect and infectious diseases: extinction, multistability, and the (dis-)appearance of oscillations*. American Naturalist, 173(1): 72-88.
- Holling C.S. **1973**. *Resilience and stability of ecological systems*. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 1-23.
- Holzmann I., Agostini I., Areta J.I., Ferreyra H., Beldomenico P. and Di Bitetti M.S. **2010**. *Impact of yellow fever outbreaks on two howler monkey species (Alouatta guariba clamitans and A. caraya) in Misiones, Argentina*. American Journal of Primatology, 72(6): 475-480.
- Hopkin M. **2007**. *Gorillas on the list*. Nature, 449: 127.
- Howe R.W., Davis G.J. and Mosca V. **1991**. *The demographic significance of "sink" populations*. Biological Conservation, 57: 239-255.
- Hubert H.R., Rovetta A.C., Fry L.A. and Johnston S. **1991**. *Age-specific natality of northern elephant seals at the South Farallon islands, California*. Journal of Mammalogy, 72: 525-534.

- Huijbregts B., De Wachter P., Obiang L.S.N. and Akou M.E. **2003**. *Ebola and the decline of Gorilla gorilla gorilla and chimpanzee Pan troglodytes populations in Minkebe Forest, north-eastern Gabon*. *Oryx*, 37(04).
- IRSNB. **2008**. *Gorilla: Report on the conservation status of gorillas. Concerted action and CMS gorilla agreement (in collaboration with the Great Apes Survival Project-GRASP)*, Report No. 17. Convention on Migratory Species.
- Isbell L.A., Cheney D.L. and Seyfarth R.M. **1991**. *Group fusion and minimum group sizes in vervet monkeys (Cercopithecus aethiops)*. *American Journal of Primatology*, 25: 57-65.
- IUCN. **2012a**. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1*. www.iucnredlist.org. Accessed in July 8th 2012.
- IUCN. **2012b**. *The IUCN Red List of Threatened Species™ - Gorilla gorilla ssp. gorilla*. <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/9406/0>. Accessed in July 8th 2012.
- Jahrling P.B., Geisbert T.W., Dalgard D.W., Johnson E.D., Ksiazek T.G., Hall W.C. and Peters C.J. **1990**. *Preliminary report: isolation of Ebola virus from monkeys imported to USA*. *The Lancet*, 335(8688): 502-505.
- Jennions M.D. **2003**. *A survey of the statistical power of research in behavioral ecology and animal behavior*. *Behavioral Ecology*, 14(3): 438-445.
- Jenouvrier S., Caswell H., Barbraud C., Holland M., Stroeve J. and Weimerskirch H. **2009**. *Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 1844-1847.
- Jensen-Seaman M.I. and Kidd K.K. **2001**. *Mitochondrial DNA variation and biogeography of eastern gorillas*. *Molecular Ecology*, 10(9): 2241-2247.
- Johnson E.D., Gonzalez J.P. and Georges A. **1993**. *Filovirus activity among selected ethnic groups inhabiting the tropical forest of equatorial Africa*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 87(5): 536-538.
- Johnson K.M., Lange J.V., Webb P.A. and Murphy F.A. **1977**. *Isolation and partial characterisation of a new virus causing acute haemorrhagic fever in Zaire*. *The Lancet*, 1(8011): 569-571.
- Jones C. and Sabater P.J. **1971**. *Comparative ecology of Gorilla gorilla (Savage and Wyman) and Pan troglodytes (Blumenbach) in Rio Muni, west Africa*. *Bibliotheca Primatologica*, 13.
- Jones K.E., Patel N.G., Levy M.A., Storeygard A., Balk D., Gittleman J.L. and Daszak P. **2008a**. *Global trends in emerging infectious diseases*. *Nature*, 451(7181): 990-993.
- Jones M.E., Cockburn A., Hamede R., Hawkins C., Hesterman H., Lachish S., Mann D., McCallum H. and Pemberton D. **2008b**. *Life-history change in disease-ravaged Tasmanian devil populations*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(29): 10023-10027.

- Jorgenson J.T., Festabianchet M., Lucherini M. and Wishart W.D. **1993**. *Effects of body-size, population-density, and maternal characteristics*. Canadian Journal of Zoology, 71(12): 2509-2517.
- Kalpers J., Williamson E.A., Robbins M.M., McNeillage A., Nzamurambaho A., Lola N. and Mugiri G. **2003**. *Gorillas in the crossfire: population dynamics of the Virunga mountain gorillas over the past three decades*. Oryx, 37(3): 326-337.
- Kapil S. and Yearly T.J. **2011**. *Canine distemper spillover in domestic dogs from urban wildlife*. Veterinary Clinics of North America-Small Animal Practice, 41(6): 1069-+.
- Kiley M.P., Bowen E.T.W. and Eddy G.A. **1982**. *Filoviridae: a taxonomic home for Marburg and Ebola virus?* Intervirology, 18: 24-32.
- Komers P.E. and Curman G.P. **2000**. *The effect of demographic characteristics on the success of ungulate re-introductions*. Biological Conservation, 93: 187-193.
- Kuroda S., Nishihara T., Suzuki S. and Oko R. **1996**. *Sympatric chimpanzees and gorillas in the Ndoki Forest, Congo*. Ed. by McGrew W.M. and Nishida T. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kus B.E. **2002**. *Fitness consequences of nest desertion in an endangered host, the Least Bell's Vireo*. Condor, 104: 795-802.
- Lachish S., McCallum H. and Jones M. **2009**. *Demography, disease and the devil: life-history changes in a disease-affected population of Tasmanian devils (Sarcophilus harrisii)*. Journal of Animal Ecology, 78: 427-436.
- Lachish S., Miller K.J., Storfer A., Goldizen A.W. and Jones M.E. **2011**. *Evidence that disease-induced population decline changes genetic structure and alters dispersal patterns in the Tasmanian devil*. Heredity, 106: 172-182.
- Lafferty K.D. and Gerber L.R. **2002**. *Good medicine for conservation biology: the intersection of epidemiology and conservation theory*. Conservation Biology, 16(3): 593-604.
- Lai L.W. **2011**. *Influence of environmental conditions on asynchronous outbreaks of dengue disease and increasing vector population in Kaohsiung, Taiwan*. International Journal of Environmental Health Research, 21(2): 133-146.
- Lande R. **1993**. *Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes*. American Naturalist, 142(6): 911-927.
- Lawler R.R., Caswell H., Richard A.F., Ratsirarson J., Dewar R.E. and Schwartz M. **2009**. *Demography of Verreaux's sifaka in a stochastic rainfall environment*. Oecologia, 161(3): 491-504.
- Le Gouar P.J., Vallet D., David L., Bermejo M., Gatti S., Levréro F., Petit E.J. and Ménard N. **2009**. *How Ebola impacts genetics of western lowland gorilla populations*. PloS One, 4(12): (e8375) 1-12.
- Le Guenno B., Formenty P., Wyers M., Gounon M., Walker F. and Boesch C. **1995**. *Isolation and partial characterisation of a new strain of Ebola virus*. The Lancet, 345(8960): 1271-1274.
- Le Guenno B. and Galabru J. **1997**. *Ebola virus*. Bulletin de l'Institut Pasteur. 95: 73-83.

- Lederberg J., Shope R.E. and Oakes Jr. S.C. **1992**. *Emerging infections: Microbial threats to health in the United States*. Institute of Medicine, National Academy Press, Washington, DC. pp. 312.
- Léonard J. **1951**. *Contribution à l'étude de la végétation des bains d'éléphants au Congo belge. Le Rhynchosporo - Cyperetum longibracteati*. Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, 84: 13-27.
- Leroy E.M., Baize S., Volchkov V.E., Fisher-Hoch S.P., Georges-Courbot M-C., Lansoud-Soukate J., Capron M., Debré P., McCormick J.B. and Georges A.J. **2000**. *Human asymptomatic Ebola infection and strong inflammatory response*. The Lancet, 355: 2210-2215.
- Leroy E.M., Baize S., Mavoungou E. and Apetrei C. **2002**. *Sequence analysis of the GP, NP, VP40 and VP24 genes of Ebola virus isolated from deceased, surviving and asymptotically infected individuals during the 1996 outbreak in Gabon: comparative studies and phylogenetic characterization*. Journal of General Virology, 83: 67-73.
- Leroy E.M., Rouquet P., Formenty P., Souquière S., Kilbourn A.M., Froment J-M., Bermejo M., Smit S., Karesh W., Swanepoel R., Zaki S.R. and Rollin P.E. **2004a**. *Multiple Ebola virus transmission events and rapid decline of central african wildlife*. Science, 303: 387-390.
- Leroy E.M., Telfer P., Kumulungui B., Yaba P., Rouquet P., Roques P., Gonzales J-P., Ksiazek T.G., Rollin P.E. and Nerrienet E. **2004b**. *A serological survey of Ebola virus infection in central african nonhuman primates*. Journal of Infectious Diseases, 190: 1895-1899.
- Leroy E.M., Kumulungui B., Pourrut X., Rouquet P., Hassanin A., Yaba P., Délicat A., Paweska J.T., Gonzales J-P. and Swanepoel R. **2005**. *Fruit bats as reservoirs of ebola virus*. Nature, 438: 575-576.
- Leroy E.M., Epelboin A., Mondonge V., Pourrut X., Gonzalez J-P., Muyembe-Tamfum J-J. and Formenty P. **2009**. *Human Ebola Outbreak Resulting from Direct Exposure to Fruit Bats in Luebo, Democratic Republic of Congo, 2007*. Vector-Borne and Zoonotic Diseases, 9(6): 723-728.
- Leslie P.H. **1945**. *On the uses of matrices in certain population mathematics*. Biometrika, 33: 183-212.
- Levi T., Shepard G.H., Ohi-Schacherer J., Peres C.A. and Yu D.W. **2009**. *Modelling the long-term sustainability of indigenous hunting in Manu National Park, Peru: landscape-scale management implications for Amazonia*. Journal of Applied Ecology, 46(4): 804-814.
- Levins R. **1969**. *Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control*. Bulletin of the Entomological Society of America 15: 237-240.
- Levréro F. **2005**. *Structure d'une population de gorilles (Gorilla g. gorilla) visitant une clairière forestière - Nature et rôle des rencontres intergroupes dans sa dynamique*. Thesis, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Levréro F., Gatti S., Ménard N., Petit E., Caillaud D. and Gautier-Hion A. **2006**. *Living in nonbreeding groups: an alternative strategy for maturing gorillas*. American Journal of Primatology, 68(3): 275-291.

- Lima M. and Paez E. **1997**. *Demography and population dynamics of South American fur seals*. Journal of Mammalogy, 78(3): 914-920.
- Loehle C. and Li B.L. **1996**. *Habitat destruction and the extinction debt revisited*. Ecological Applications, 6(3): 784-789.
- Loison A., Gaillard J-M. and Jullien J-M. **1996**. *Demographic Patterns after an Epizootic of Keratoconjunctivitis in a Chamois Population*. Journal of Wildlife Management, 60(3): 517-527.
- Lunn N.J., Boyd I.L. and Croxall J.P. **1994**. *Reproductive-performance of female antarctic fur seals - The influence*. Journal of Animal Ecology, 63(4): 827-840.
- MacArthur R.H. and Wilson E.O. **1963**. *An equilibrium theory of insular zoogeography*. Evolutionary Anthropology, 17(4): 373-387.
- Magliocca F., Querouil S. and Gautier-Hion A. **1999**. *Population structure and group composition of western lowland gorillas in North-Western Republic of Congo*. American Journal of Primatology, 48(1): 1-14.
- Magliocca F. **2000**. *Etude d'un peuplement de grands mammifères forestiers tropicaux fréquentant une clairière : structure des populations ; utilisation des ressources ; coexistence intra- et inter-populationnelle*. Thesis, Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Magliocca F. and Gautier-Hion A. **2002**. *Mineral content as a basis for food selection by western lowland gorillas in a forest clearing*. American Journal of Primatology, 57: 67-77.
- Maisels F. **1996**. *Synthesis of informations concerning the Park National d'Odzala, Congo*. ECOFAC-Congo.
- Malanson G.P. **2002**. *Extinction-debt trajectories and spatial patterns of habitat destruction*. Annals of the Association of American Geographers, 92(2): 177-188.
- Massot M., Clobert J., Pilorge T., Lecomte J. and Barbault R. **1992**. *Density dependence in the common lizard: Demographic consequences of a density manipulation*. Ecology, 73(5): 1742-1756.
- Mateo-Tomas P. and Olea P.P. **2011**. *The importance of social information in breeding site selection increases with population size in the Eurasian Griffon Vulture Gyps fulvus*. Ibis, 153(4): 832-845.
- May R.M. **1974**. *Complexity and stability in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- McCallum H. and Dobson A. **1995**. *Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems*. Trends in Ecology & Evolution, 10(5): 190-194.
- McCallum H., Jones M., Hawkins C., Hamede R., Lachish S., Sinn D.L., Beeton N. and Lazenby B. **2009**. *Transmission dynamics of Tasmanian devil facial tumor disease may lead to disease-induced extinction*. Ecology, 90(12): 3379-3392.
- McCann K.S., Botsford L. and Hasting A.W. **2003**. *Differential response of marine populations to climate forcing*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60: 971-985.

- McGowan C.P., Ryan M.R., Runge M.C., Millspaugh J.J. and Cochrane J.F. **2011**. *The role of demographic compensation theory in incidental take assessments for endangered species*. *Biological Conservation*, 144: 730-737.
- McNeillage A., Plumptre A.J., Brock Doyle A. and Vedder A. **2001**. *Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: gorilla census 1997*. *Oryx*, 35(1): 39-47.
- Ménard N. and Querouil S. **2000**. *Rapport de mission*. Rapport ECOFAC.
- Ménard N. and collaborateurs. **2010**. *Les gorilles, un maillon dans le cycle du virus Ebola en forêt tropicale : du réservoir à l'homme, mécanismes et conséquences de la maladie ?* GIP-ECOFOR ; Programme de recherche "Ecosystèmes Tropicaux". pp. 51.
- Ménard N., Genton C., Motsch P., Le Flohic G., Lavandier A. and Gautier Q. **2010**. *Rapport final de projet. Impact des épidémies d'Ebola sur le devenir de populations de gorilles : un cas d'étude avec les populations du Parc National d'Odzala-Kokoua (République du Congo)*. UMR 6553 ECOBIO, ECOFAC-Congo. pp. 37.
- Milner J.M., Nilsen E.B. and Andreassen H.P. **2007**. *Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores*. *Conservation Biology*, 21(1): 36-47.
- Miranda M.E., Ksiazek T.G. and Retuya T.J. **1999**. *Epidemiology of Ebola (subtype Reston) virus in Philippines, 1996*. *Journal of Infectious Diseases*, 179(s1): S115-S119.
- Miranda M.E.G. and Miranda N.L.J. **2011**. *Reston ebolavirus in humans and animals in the Philippines: A review*. *Journal of Infectious Diseases*, 204: S757-S760.
- Moreno S., Beltrán J.F., Cotilla I., Kuffner B., Laffite R., Jordán G., Ayala J., Quintero C., Jiménez A., Castro F., Cabezas S. and Villafuerte R. **2007**. *Long-term decline of the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in south-western Spain*. *Wildlife Research*, 34(8): 652-658.
- Morgan B.J., Wild C. and Ekobo A. **2003**. *Newly discovered gorilla population in the Ebo Forest, Littoral Province, Cameroon*. *international Journal of Primatology*, 24(5): 1129-1137.
- Morvan J.M., Deubel V., Gounon P., Nakoune E., Barriere P., Murri S., Perpete O., Selekon B., Coudrier D., Gautier-Hion A., Colyn M. and Volehkov V. **1999**. *Identification of Ebola virus sequences present as RNA or DNA in organs of terrestrial small mammals of the Central African Republic*. *Microbes and Infection*, 1: 1193-1201.
- Muths E., Scherer R.D. and Pilliod D.S. **2011**. *Compensatory effects of recruitment and survival when amphibian populations are perturbed by disease*. *Journal of Applied Ecology*, 48(4): 873-879.
- Mutze G., Bird P., Kovaliski J., Peacock D., Jennings S. and Cooke B. **2002**. *Emerging epidemiological patterns in rabbit haemorrhagic disease, its interaction with myxomatosis, and their effects on rabbit populations in South Australia*. *Wildlife Research*, 29(6): 577-590.
- Nishihara T. **1995**. *Feeding ecology of western lowland gorillas in the Nouabalé-Ndoki national park, Congo*. *Primates*, 36(2): 151-168.
- Nkoghe D., Padilla C., Becquart P., Wauquier N., Moussavou G., Akue J.P., Ollomo B., Pourrut X., Souris M., Kazanji M., Gonzalez J.P. and Leroy E. **2011**. *Risk factors for Zaire ebolavirus-specific IgG in rural Gabonese populations*. *Journal of Infectious Diseases*, 204(s3): S768-S775.

- Nunn C.L. and Altizer S. **2006**. *Infectious diseases in primates: behavior, ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 384.
- Nunn C.L., Thrall P.H., Stewart K. and Harcourt A.H. **2008**. *Emerging infectious diseases and animal social systems*. *Evolutionary Ecology*, 22(4): 519-543.
- O'Brien S.J. and Evermann J.F. **1988**. *Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations*. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 254-259.
- Oates J.F. **1987**. *Food distribution and foraging behavior*. In: *Primate societies* (Ed. by Smuts BB C.D., Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT). University of Chicago Press, Chicago.
- Oates J.F., Bergl R.A., Sunderland-Groves J. and Dunn A. **2008**. *Gorilla gorilla ssp. diehli*. In: *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1* (Ed. by IUCN-2012). www.iucnredlist.org. Accessed in July 8th 2012.
- Olejniczak C. **1994**. *Report on a pilot study of Western lowland gorillas at Mbeli Bai, Nouabalé-Ndoki Reserve, Northern Congo*. *Gorilla Conservation News*, 8: 9-11.
- Oli M.K. and Dobson F.S. **2003**. *The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited*. *American Naturalist*, 161(3): 422-440.
- Oli M.K. and Armitage K.B. **2004**. *Yellow-bellied marmot population dynamics: demographic mechanisms of growth and decline*. *Ecology*, 85: 2446-2455.
- Oli Madan K. and Dobson F.S. **2005**. *Generation time, elasticity patterns, and mammalian life histories: A reply to Gaillard et al.* *The American Naturalist*, 166(1): 124-128.
- Osterhaus A., Deswart R.L., Vos H.W., Ross P.S., Kenter M.J.H. and Barrett T. **1995**. *Morbillivirus infections of aquatic mammals - Newly identified members of the genus*. *Veterinary Microbiology*, 44(2-4): 219-227.
- Owen-Smith N. **1990**. *Demography of a large herbivore, the greater kudu, *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall*. *Journal of Animal Ecology*, 59: 893-914.
- Palomares F., Godoy J.A., Lopez-Bao J.V., Rodriguez A., Roques S., Casas-Marce M., Revilla E. and Delibes M. **2012**. *Possible extinction vortex for a population of Iberian lynx on the verge of extirpation*. *Conservation Biology*. 26(4): 689-697.
- Parnell R.J. **2002a**. *Group size and structure in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Mbeli Bai, Republic of Congo*. *American Journal of Primatology*, 56(4): 193-206.
- Parnell R.J. **2002b**. *The social structure and behaviour of western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Mbeli Bai, Republic of Congo*. Thesis, University of Stirling, UK,
- Parsons K.M., Balcomb III K. C., Ford J.K.B. and Durban J.W. **2009**. *The social dynamics of southern resident killer whales and conservation implications for this endangered population*. *Animal Behaviour*, 77: 963-971.
- Pauli J.N., Buskirk S.W., S. W.E. and Edwards W.H. **2006**. *A plague epizootic in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*)*. *Journal of Wildlife Disease*, 42(1): 74-80.

- Pedersen A.B., Jones K.E., Nunn C.L. and Altizer S. **2007**. *Infectious diseases and extinction risk in wild mammals*. *Conservation Biology*, 21(5): 1269-1279.
- Peres C.A. **2001**. *Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates*. *Conservation Biology*, 15(6): 1490-1505.
- Peres C.A. and Nascimento H.S. **2006**. *Impact of game hunting by the Kayapo of south-eastern Amazonia: implications for wildlife conservation in tropical forest indigenous reserves*. *Biodiversity and Conservation*, 15(8): 2627-2653.
- Péron G., Nicolai C.A. and Koons D.N. **2012**. *Demographic response to perturbations: the role of compensatory density dependence in a North American duck under variable harvest regulations and changing habitat*. *Journal of Animal Ecology*, 81(5): 960-969.
- Perrin N., Petit E.J. and Menard N. **2012**. *Social systems: demographic and genetic issues*. *Molecular Ecology*, 21(3): 443-446.
- Peterson R.O., Thomas N.J., Thurber J.M., Vucetich J.A. and Waite T.A. **1998**. *Population limitation and the wolves of Isle Royale*. *Journal of Mammalogy*, 79(3): 828-841.
- Pfister C.A. **1998**. *Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 213-218.
- Pimm S.L. and Raven P. **2000**. *Biodiversity: Extinction by numbers*. *Nature*, 403(6772): 843-845.
- Pinzon J.E., Wilson J.M., Tucker C.J., Arthur R.A.Y., Jahrling P.B. and Formenty P. **2004**. *Trigger events: Enviroclimatic coupling of Ebola hemorrhagic fever outbreaks*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 71(5): 664-674.
- Pistorius P.A., Bester M.N. and Kirkman S.P. **1999**. *Survivorship of a declining population of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, in relation to age, sex and cohort*. *Oecologia*, 121(2): 201-211.
- Pistorius P.A., Bester M.N., Kirkman S.P. and Taylor F.E. **2001**. *Temporal changes in fecundity and age at sexual maturity of southern elephant seals at Marion Island*. *Polar Biology*, 24(5): 343-348.
- Pope T.R. **1998**. *Effects of demographic change on group kin structure and gene dynamics of populations of red howling monkeys*. *Journal of Mammalogy*, 79(3): 692-712.
- Pourrut X., Kumulungui B., Wittmann T., Moussavou G., Délicat A., Yaba P., Nkoghe D., Gonzales J-P. and Leroy E.M. **2005**. *The natural history of Ebola virus in Africa*. *Microbes and Infection*, 7: 1005-1014.
- Pourrut X., Délicat A., Rollin P.E., Ksiazek T.G., Gonzalez J-P. and Leroy E.M. **2007**. *Spatial and temporal patterns of Zaire ebolavirus antibody prevalence in the possible reservoir bat species*. *The Journal of Infectious Diseases*, 196(s2): S176-S183.
- Pradel R. **1996**. *Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate*. *Biometrics*, 52(2): 703-709.

- Promislow D.E.L. and Harvey P.H. **1990**. *Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals*. Journal of Zoology (London) 220: 417-437.
- Qiu X., Fernando L., Melito P.L., Audet J., Feldmann H., Kobinger G., Alimonti J.B. and Jones S.M. **2012**. *Ebola GP-specific monoclonal antibodies protect mice and Guinea pigs from lethal Ebola virus infection*. Plos Neglected Tropical Diseases, 6(3): e1575.
- R Development Core Team. **2010**. R: A language and environment for statistical computing. Version 2.11.1.
- Rainey H.J., Iyenguet F.C., Malanda G.A.F., Madzoke B., Dos Santos D., Stokes E.J., Maisels F. and Strindberg S. **2010**. *Survey of raphia swamp forest, Republic of Congo, indicates high densities of critically endangered western lowland gorillas Gorilla gorilla gorilla*. Oryx, 44(1): 124-132.
- Read A.F. and Harvey P.H. **1989**. *Life history differences among the eutherian radiations*. Journal of Zoology (London) 219: 329-353.
- Remis M.J. **1997**. *Western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla) as seasonal frugivores: Use of variable resources*. American Journal of Primatology, 43: 87-109.
- Remis M.J., Dierenfeld E.S., Mowry C.B. and Carroll R.W. **2001**. *Nutritional aspects of western lowland gorilla (Gorilla gorilla gorilla) diet during seasons of fruit scarcity at Bai Hokou, Central African Republic*. International Journal of Primatology, 22(5): 807-836.
- Rizkalla C., Blanco-Silva F. and Gruver S. **2007**. *Modeling the impact of Ebola and bushmeat hunting on western lowland gorillas*. Ecohealth, 4(2): 151-155.
- Robbins M., Gray M., Kümpel N., Lanjouw A., Maisels F., Mugisha A., Spelman L. and Williamson L. **2008a**. *Gorilla beringei ssp. beringei*. In: *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1* (Ed. by IUCN-2012). www.iucnredlist.org. Accessed in July 8th 2012.
- Robbins M., Hart J., Maisels F., Mehlman P., Nixon S. and Williamson L. **2008b**. *Gorilla beringei ssp. graueri*. In: *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1* (Ed. by IUCN-2012). www.iucnredlist.org. Accessed in July 8th 2012.
- Robbins M.M., Bermejo M., Cipolletta C., Magliocca F., Parnell R.J. and Stokes E. **2004**. *Social structure and life-history patterns in western gorillas (Gorilla gorilla gorilla)*. American Journal of Primatology, 64(2): 145-159.
- Robbins M.M. and Robbins A.M. **2004**. *Simulation of the population dynamics and social structure of the Virunga mountain gorillas*. American Journal of Primatology, 63(4): 201-223.
- Rodriguez L.L., De Roo A., Guimard Y., Trappier S.G., Sanchez A., Bressler D., Williams A.J., Rowe A.K., Bertolli J., Khan A.S., Ksiazek T.G., Peters C.J. and Nichol S.T. **1999**. *Persistence and genetic stability of Ebola virus during the outbreak in Kikwit, Democratic Republic of Congo, 1995*. Journal of Infectious Diseases, 179(s1): S170-S176.
- Rogers M.E., Maisels F., Williamson E.A., Fernandez M. and Tutin C.E.G. **1990**. *Gorilla diet in the Lopé Reserve, Gabon - A nutritional analysis*. Oecologia, 84(3): 326-339.

- Rogers M.E., Abernethy K., Bermejo M., Cipolletta C., Doran D., McFarland K., Nishihara T., Remis M. and Tutin C.E.G. **2004**. *Western gorilla diet: A synthesis from six sites*. American Journal of Primatology, 64(2): 173-192.
- Ronce O., Olivieri I., Clobert J. and Danchin E. **2001**. *Perspectives on the study of dispersal evolution*. In: *Dispersal* (Ed. by Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. and Nichols J.D.). Chap. 24. Oxford University Press, New York, USA.
- Rouquet P., Froment J-M., Bermejo M., Kilbourn A., Karesh W., Reed P., Kumulungui B., Yaba P., Delicat A., Rollin P.E. and Leroy E.M. **2005**. *Wild animal mortality monitoring and human Ebola outbreaks, Gabon and Republic of Congo, 2001-2003*. Emerging Infectious Diseases, 11: 283-290.
- Roy H.E., Adriaens T., Isaac N.J.B., Kenis M., Onkelinx T., San Martin G., Brown P.M.J., Hautier L., Poland R., Roy D.B., Comont R., Eschen R., Frost R., Zindel R., Van Vlaenderen J., Nedved O., Ravn H.P., Gregoire J-C., de Biseau J-C. and Maes D. **2012**. *Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds*. Diversity and Distributions, 18(7): 717-725.
- Rudran R. and Fernandez-Duque E. **2003**. *Demographic Changes over Thirty Years in a Red Howler Population in Venezuela*. International Journal of Primatology, 24(5): 925-947.
- Ruvolo M., Pan D., Zehr S., Goldberg T., Disotell T.R. and von Dornum M. **1994**. *Gene trees and hominoid phylogeny*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 91: 8900-8904.
- Ryan S.J. and Walsh P.D. **2011**. *Consequences of Non-Intervention for Infectious Disease in African Great Apes*. PloS One, 6(12): e29030.
- Saether B-E., Engen S., Islam A., McCleery R. and Perrins C. **1998**. *Environmental Stochasticity and Extinction Risk in a Population of a Small Songbird, the Great Tit*. American Naturalist, 151(5): 441-450.
- Saether B.E. and Heim M. **1993**. *Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (Alces alces) - The effects of environmental variability*. Journal of Animal Ecology, 62(3): 482-489.
- Saether B.E. **1997**. *Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms*. Trends in Ecology and Evolution, 12(4): 143-149.
- Saether B.E., Lande R., Engen S., Weimerskirch H., Lillegard M., Altwegg R., Becker P.H., Bregnballe T., Brommer J.E., McCleery R.H., Merila J., Nyholm E., Rendell W., Robertson R.R., Tryjanowski P. and Visser M.E. **2005**. *Generation time and temporal scaling of bird population dynamics*. Nature, 436: 99-102.
- Sanchez A., Geisbert T.W. and Feldmann H. **2006**. *Filoviridae: Marburg and Ebola viruses*. In: *Fields Virology* (Ed. by Knipe D.M. and Howley P.M.), pp. 1409-1448. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia, USA.
- Sarmiento E.E., Butynski T.M. and Kalina J. **1996**. *Gorillas of Bwindi-Impenetrable Forest and the Virunga volcanoes: Taxonomic implications of morphological ecological differences*. American Journal of Primatology, 40(1): 1-21.

- Savage T.S. and Wyman J. **1847**. *Notice of the external characters and habits of Troglodytes gorilla, a new species of orang from the Gaboon River; Oestology of the same*. Journal of Naturak History, 5: 417-442.
- Sax D.F. and Gaines S.D. **2008**. *Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105: 11490-11497.
- Schaller G.B. **1963**. *The mountain gorilla: ecology and behavior*. University Chicago Press, Chicago.
- Schmulenson I., Hearn G.W., Morra W.A. and Butynski T.B. **2008**. *Hunting pressure and declining monkey populations on Bioko Island, Equatorial Guinea*. In: 77th Annual Meeting of the American-Association-of-Physical-Anthropologists, Columbus, Ohio, USA.
- Schradin C., Lindholm A.K., Johannesen J., Schoepf I., Yuen C-H., Koenig B. and Pillay N. **2012**. *Social flexibility and social evolution in mammals: a case study of the African striped mouse (Rhabdomys pumilio)*. Molecular Ecology, 21(3): 541-553.
- Setsaas T.H., Holmern T., Mwakalebe G., Stokke S. and Roskaft E. **2007**. *How does human exploitation affect impala populations in protected and partially protected areas? - A case study from the Serengeti ecosystem, Tanzania*. Biological Conservation, 136: 563-570.
- Sharp A., Holmes K., Norton M. and Marks A. **2001**. *Observations on the effects of rabbit calicivirus disease on low and medium density rabbit populations in western New South Wales*. Rangeland Journal, 23(2): 194-203.
- Sim I.M.W., Rebecca G.W., Ludwig S.C., Grant M.C. and Reid J.M. **2010**. *Characterizing demographic variation and contributions to population growth rate in a declining population*. Journal of Animal Ecology. 80(1): 159-170.
- Sinclair A.R.E. and Pech R.P. **1996**. *Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation*. Oikos, 75: 164-173.
- Sinsch U. **1992**. *Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (Bufo calamita)*. Oecologia, 90: 489-499.
- Smith K.F., Sax D.F. and Lafferty K.D. **2006**. *Evidence for the role of infectious disease in species extinction and endangerment*. Conservation Biology, 20(5): 1349-1357.
- Smith K.F., Acevedo-Whitehouse K. and Pedersen A.B. **2009**. *The role of infectious diseases in biological conservation*. Animal Conservation, 12(1): 1-12.
- Stahl J.T. and Oli M.K. **2006**. *Relative importance of avian life-history variables to population growth rate*. Ecological Modelling, 198: 23-39.
- Stearns S.C. **1992**. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Steinmetz R., Chutipong W., Seuaturien N., Chirngsaard E. and Khaengkhetkarn M. **2010**. *Population recovery patterns of Southeast Asian ungulates after poaching*. Biological Conservation, 143(1): 42-51.

- Steklis D. and Gerald-Steklis N. **2001**. *Status of Virunga mountain gorilla population*. In: *Three decades of research at Karisoke* (Ed. by Robbins M.M., Sicotte P. and Stewart K.J.). pp. 391-412. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Falck W., Fromentin J.M., Gjosaeter J. and Gray J.S. **1999**. *Dynamics of coastal cod populations: intra- and intercohort density dependence and stochastic processes*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 266: 1645-1654.
- Stewart K.J. **1988**. *Suckling and lactational anoestrus in wild gorillas (Gorilla gorilla)*. Journal of Reproduction and Fertility, 83(2): 627-634.
- Stewart K.J. **2003**. *Gorillas: natural history and conservation*. Ed. by Stillwater. MN, USA, pp. 72.
- Stokes E.J., Parnell R.J. and Olejniczak C. **2003**. *Female dispersal and reproductive success in wild western lowland gorillas (Gorilla gorilla gorilla)*. Behavioral and Ecological Sociobiology, 54: 329-339.
- Stumpf R., Fleagle J., Jungers W., Oates J. and al. e. **1998**. *Morphological distinctiveness of Nigerian gorilla crania*. American Journal of Physical Anthropology, 526: 213.
- Swanepoel R., Leman P.A., Burt F.J., Zachariades N.A., Braack L.E.O., Ksiazek T.G., Rollin P.E., Zaki S.R. and Peters C.J. **1996**. *Experimental inoculation of plants and animals with Ebola virus*. Emerging Infectious Diseases, 2(4): 321-325.
- Teacher A.G.F., Garner T.W.J. and Nichols R.A. **2009**. *Population genetic patterns suggest a behavioural change in wild common frogs (Rana temporaria) following disease outbreaks (Ranavirus)*. Molecular Ecology, 18: 3163-3172.
- Thiollay J.M. **2005**. *Effects of hunting on guianan forest game birds*. Biodiversity and Conservation, 14(5): 1121-1135.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., de Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L. and Williams S.E. **2004a**. *Extinction risk from climate change*. Nature, 427(6970): 145-148.
- Thomas C.D., Williams S.E., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., Siqueira M.F.d., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Jaarsveld A.S.v., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T. and Phillips O.L. **2004b**. *Biodiversity conservation: Uncertainty in predictions of extinction risk / Effects of changes in climate and land use / Climate change and extinction risk (Reply)*. Nature, 430(6995).
- Thorne E.T. and William E.S. **1988**. *Disease and endangered species: The black-footed ferret as a recent example*. Conservation Biology, 2(1): 66-94.
- Tilman D., Lehman C.L. and Yin C. **1997**. *Habitat destruction, dispersal and deterministic extinction in competitive communities*. The American Naturalist, 149: 407-435.
- Timm S.F., Munson L., Summers B.A., Terio K.A., Dubovi E.J., Rupprecht C.E., Kapil S. and Garcelon D.K. **2009**. *A suspected canine distemper epidemic as the cause of a catastrophic decline in Santa Catalina Island foxes (Urocyon littoralis catalinae)*. Journal of Wildlife Diseases, 45(2): 333-343.

- Tompkins D.M., Dunn A.M., Smith M.J. and Telfer S. **2011**. *Wildlife diseases: from individuals to ecosystems*. Journal of Animal Ecology, 80(1): 19-38.
- Towner J.S., Sealy T.K., Khristova M.L., Albarino C.G., Conlan S., Reeder S.A., Quan P-L., Lipkin W.I., Downing R., Tappero J.W., Okware S., Lutwama J., Bakamutumaho B., Kayiwa J., Comer J.A., Rollin P.E., Ksiazek T.G. and Nichol S.T. **2008**. *Newly discovered Ebola virus associated with hemorrhagic fever outbreak in Uganda*. PLoS Pathogens, 4(11): e1000212.
- Trillmich F. **1993**. *Influence of rare ecological events on pinniped social structure and population dynamics*. In: Marine mammals: Advances in behavioral and population biology. (Symposia of the Zoological Society of London) (Ed. by Boyd, I.L.). pp. 95-114. Oxford University Press Inc., New York, NY, USA.
- Tucker C.J., Wilson J.M., Mahoney R., Anyamba A., Linthicum K. and Myers M.F. **2002**. *Climatic and ecological context of the 1994-1996 Ebola outbreaks*. Photogrammetric Engineering and Remote sensing, 568: 147-152.
- Turkalo A. and Fay J.M. **1995**. *Studying forest elephants by direct observation: preliminary results from the Dzanga clearing, Central African Republic*. Pachyderm, 20: 45-54.
- Tutin C.E.G. and Fernandez M. **1984**. *Nationwide census of gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzee (*Pan troglodytes*) populations in Gabon*. American Journal of Primatology, 6: 313-336.
- Tutin C.E.G., Fernandez M., Rogers M.E. and Williamson E.A. **1992**. *A preliminary analysis of the social structure of lowland gorillas in the Lope Reserve, Gabon*. In: *Topics in primatology. Vol II. Behavior, ecology, and conservation*. (Ed. by Itoigawa N. S.Y., Sackett GP, Thompson RKR). pp. 245–253. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Tutin C.E.G. and Fernandez M. **1993**. *Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon*. American Journal of Primatology, 30(3): 195-211.
- Tutin C.E.G. **1996**. *Ranging and social structure of lowland gorillas in the Lope Reserve, Gabon*. In: *Great Ape societies* (Ed. by McGrew W.C., Marchant L. T. and Nishida T.). pp.58-70. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Tutin C.E.G., Ham R.M., White L.J.T. and Harrison M.J.S. **1997**. *The primate community of the Lopé Reserve, Gabon: Diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass*. American Journal of Primatology, 42(1): 1-24.
- Tutin C.E.G. **2000**. *Ecology and social organisation of African rainforest primates: relevance for understanding the transmission of retroviruses*. Bulletin De La Société De Pathologie Exotique, 93: 157-161.
- Vallet D., Petit E.J., Gatti S., Levréro F. and Ménard N. **2007**. *A new 2CTAB/PCI method improves DNA amplification success from faeces of Mediterranean (Barbary macaques) and tropical (lowland gorillas) primates*. Conservation Genetics, 9(3): 677-680.
- Vandermeer J.H. and Goldberg D.E. **2003**. *Population ecology: First principles*. Princeton University Press.

- Vanleeuwe H., Cajani S. and Gautier-Hion A. **1998**. *Large mammals at forest clearings in the Odzala National Park, Congo*. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 53: 171-180.
- Vucetich J.A., Peterson R.O. and Waite T.A. **1997**. *Effects of social structure and prey dynamics on extinction risk in gray wolves*. *Conservation Biology*, 11(4): 957-965.
- Wallis J. and Lee D.R. **1999**. *Primate conservation: The prevention of disease transmission*. *International Journal of Primatology*, 20(6): 803-826.
- Walsh P.D., Abernethy K.A., Bermejo M., Beyers R., De Wachter P., Ella Akou M., Huijbregts B., Idiata Mambounga D., Kamdem Toham A., Kilbourn A.M., Lahm S.A., Latour S., Malsels F., Mbina C., Mihindou Y., Ndong Obiang S., Ntsame Effa E., Starkey M.P., Telfer P., Thibault M., Tutin C.E.G., White L.J.T. and Wilkie D.S. **2003**. *Catastrophic ape decline in western equatorial Africa*. *Nature*, 422: 611-614.
- Walsh P.D., Biek R. and Real L.A. **2005**. *Wave-like spread of Ebola Zaïre*. *PLoS Biology*, 3(11): 1-8.
- Walsh P.D., Breuer T., Sanz C., Morgan D. and Doran-Sheehy D. **2007**. *Natural History Miscellany - Potential for Ebola transmission between gorilla and chimpanzee social groups*. *American Naturalist*, 169(5): 684-689.
- Walsh P.D., Tutin C.E.G., Baillie J.E.M., Malsels F., Stokes E.J. and Gatti S. **2008**. *Gorilla gorilla ssp. gorilla*. In: *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1* (Ed. by IUCN-2012). www.iucnredlist.org. Accessed in July 8th 2012.
- Watson J., Watson A., Paull D. and Freudenberger D. **2002**. *Woodland fragmentation is causing the decline of species and functional groups of birds in Southeastern Australia*. *Pacific Conservation Biology*, 8(4): 261-261.
- Watts D.P. **1990**. *Ecology of gorillas and its relation to female transfer in mountain gorillas*. *International Journal of Primatology*, 11(1): 21-45.
- WCS. **2008**. *Republic of Congo - Fast facts*. <http://www.wcs.org/where-we-work/africa/republic-of-congo.aspx>. Accessed in 12th July 2012.
- WCS. **2009**. *Protection and monitoring of great apes in Odzala-Koukoua National Park, Republic of Congo*. Final report to USFWS Great Apes Fund. Grant # 982107-G299. WCS Congo.
- Werikhe S., Macfie L., Rosen N. and Miller P. **1997**. *Can the mountain gorilla survive? Population and habitat viability assessment for Gorilla gorilla beringei*. The Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), Kampala, Uganda.
- White G.C. and Burnham K.P. **1999**. *Program MARK: survival estimation from populations of marked animals*. *Bird Study*, 46(s1): S120-S139.
- White G.C., Burnham K.P. and Anderson D.R. **2001**. *Advanced features of Program Mark*. In: *Wildlife, land, and people: priorities for the 21st century. Proceedings of the Second International Wildlife Management Congress*. (Ed. by Field R., Warren R.J., Okarma H. and Sievert P.R.), pp. 368-377. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA.
- White L.J.T. **1995**. *Etude de la végétation - Rapport final*. ECOFAC-Gabon.

- WHO. **1978a**. *Ebola haemorrhagic fever in Sudan, 1976*. Bulletin of the World Health Organization, 56: 247-270.
- WHO. **1978b**. *Ebola haemorrhagic fever in Zaïre, 1976*. Bulletin of the World Health Organization, 56: 271-293.
- WHO. **2005**. *Ebola haemorrhagic fever in the Republic of the Congo – Update 2*. http://www.who.int/csr/don/2005_06_16/en/index.html. Accessed in July 7th 2012.
- Wiederholt R., Fernandez-Duque E., Diefenbach D.R. and Rudran R. **2010**. *Modeling the impacts of hunting on the population dynamics of red howler monkeys (Alouatta seniculus)*. Ecological Modelling, 221(20): 2482-2490.
- Williamson E.A., Tutin C.E.G., Rogers M.E. and Fernandez M. **1990**. *Composition of the diet of lowland gorillas at Lopé in Gabon*. American Journal of Primatology, 21: 265-277.
- Wilson D.E. and Reeder D.M. **2005**. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd ed)*. Ed. by Wilson D.E. and Reeder D.M. Johns Hopkins University Press, pp. 142.
- Wittmann T.J., Biek R., Hassanin A., Rouquet P., Reed P., Yaba P., Pourrut X., Real L.A., Gonzalez J-P. and Leroy E.M. **2007**. *Isolates of Zaire ebolavirus from wild apes reveal genetic lineage and recombinants*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(43): 17123-17127.
- Wobeser G. **2002**. *New and emerging diseases - The wildlife interface*. Canadian Veterinary Journal, 43(10): 798-798.
- Wolfe N.D., Escalante A.A., Karesh W.B., Kilbourn A., Spielman A. and Lal A.A. **1998**. *Wild primate populations in emerging infectious disease research: the missing link?* Emerging Infectious Diseases, 4(2): 149-158.
- Woodroffe R. **1999**. *Managing disease threats to wild mammals*. Animal Conservation, 2(3): 185-193.
- Woodroffe R. **2011**. *Demography of a recovering African wild dog (Lycaon pictus) population*. Journal of Mammalogy, 92(2): 305-315.
- Yamagiwa J. and Kahekwa J. **2001**. *Dispersal pattern, group structure and reproductive parameters of eastern lowland gorillas at Kahuzi in the absence of infanticide*. In: *Mountain gorillas: three decades of research at Karisoke* (Ed. by Robbins M.M., Sicotte P. and Stewart K.J.). pp. 89-122. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yamagiwa J., Kahekwa J. and Basabose A.K. **2003**. *Intra-specific variation in social organization of gorillas: implications for their social evolution*. Primates, 44(4): 359-369.
- Yamagiwa J., Kahekwa J. and Basabose A.K. **2009**. *Infanticide and social flexibility in the genus Gorilla*. Primates, 50(4): 293-303.
- York A.E. **1983**. *Average age at 1st reproduction of the northern fur-seal (Callorhinus ursinus)*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 40(2): 121-127.
- Zhang S. **2011**. *Estimating transmissibility of seasonal influenza virus by surveillance data*. Journal of Data Science, 9: 55-64.

Annexe A – Éléments du script de programmation R permettant de tester statistiquement l'effet de la période d'étude sur diverses variables réponses caractérisant la population

Variable explicative :

SitPer : Période testée -> LBE, LAE1, LAE2, R1, R2

Variables réponses :

TypG : Type d'unité -> Groupe, Solitaire
 # Total : Effectif total d'une unité
 # TotalGpe : Effectif total d'un groupe (= 0 si l'unité est un solitaire)
 # E : Effectif Enfant au sein d'une unité
 # FA : Effectif Femelle Adulte au sein d'une unité
 # Ad : Effectif Adultes matures mâles et femelles au sein d'une unité
 # FAImm : Effectif total FA + Subadultes + Juvéniles + Enfants au sein d'une unité
 # Type : Type de l'unité sociale -> Groupe Reproducteur, Groupe Non Reproducteur, Solitaire
 # Naiss : Nombre de naissances au cours d'une période
 # FAy : Nombre de FA-années observées au cours d'une période

Table de données contenant les populations complètes

Effet de la période sur la proportion de Groupes vs Solitaires

```
TypUn2<-glm(TypeG~SitPer,family=binomial)
summary(TypUn2)
anova(TypUn2,test="Chisq")
# Comparaisons multiples
tabTypUn2<-table(SitPer,TypeG)
tabTypUn2
pairwise.prop.test(tabTypUn2,p.adjust.method="bonferroni")
# Détermination des deux valeurs extrêmes
tabTypUn2b<-addmargins(table(SitPer,TypeG),2,sum)
tabTypUn2b
round(tabTypUn2b[,1]/tabTypUn2b[,3],3)
```

Effet de la période sur la proportion d'Individus vivant en Groupe ou Solitaire

```
TypUnInd2<-glm(TotalGpe/Total~SitPer,family=binomial,weight=Total)
summary(TypUnInd2)
anova(TypUnInd2,test="Chisq")
# Comparaisons multiples
tabTypUnInd2<-tapply(Total,list(SitPer=SitPer,TypeG=TypeG),sum)
tabTypUnInd2
pairwise.prop.test(tabTypUnInd2,p.adjust.method="bonferroni")
```

Effet de la période sur la proportion d'Individus vivant en Groupe Reproducteur, Groupe Non Reproducteur, ou Solitaire

```
# Construction de la table de contingence
tabTypUnInd<-tapply(Total,list(SitPer=SitPer,Type=Type),sum)
tabTypUnInd
# Conditions de Cochran remplies ?
tabTypUnIndtheo<-suppressWarnings(chisq.test(tabTypUnInd)$expected)
```

```

addmargins(as.table(tablTypUnIndtheo))
n.cases.theo<-length(tablTypUnIndtheo)
n.cases.inf.1<-length(which(tablTypUnIndtheo<1))
n.cases.inf.5<-length(which(tablTypUnIndtheo<5))
n.cases.entre.1et5<-length(which(tablTypUnIndtheo<=5 & tablTypUnIndtheo>=1))
prop.Cochran<-length(which(tablTypUnIndtheo>5))/n.cases.theo
if(n.cases.inf.1>0) {cat("La règle de Cochran n'est pas respectée.\nLes n° de cases suivants sont
d'effectif théorique <1 :\n"); print(which(tablTypUnIndtheo<1,arr.ind=TRUE)); cat("\n")}
if(n.cases.inf.1==0 & n.cases.inf.5>0 & prop.Cochran<0.8) {cat("La règle de Cochran n'est pas
respectée.\nLes n° de cases suivants sont d'effectif théorique entre 1 et 5 :\n");
print(which(tablTypUnIndtheo<=5 & tablTypUnIndtheo>=1,arr.ind=TRUE)); cat("Et la proportion de
cases d'effectif théorique strictement supérieur à 5 est : "); cat(prop.Cochran,"\n")}
if(n.cases.inf.1==0 & n.cases.inf.5>0 & prop.Cochran>=0.8) {cat("La règle de Cochran est
respectée.\nLes n° de cases suivants sont d'effectif théorique entre 1 et 5 :\n");
print(which(tablTypUnIndtheo<=5 & tablTypUnIndtheo>=1,arr.ind=TRUE)); cat("Et la proportion de
cases d'effectif théorique strictement supérieur à 5 est : "); cat(prop.Cochran,"\n")}
if(n.cases.inf.5==0) {cat("La règle de Cochran est respectée\nIl n'y a pas de cases d'effectif théorique
strictement inférieur à 5\n")}
# Test
chisq.test(tablTypUnInd)
# Comparaisons multiples
k<-nrow(tablTypUnInd)
c<-ncol(tablTypUnInd)
SitPer1<-NULL; SitPer2<-NULL; Type1<-NULL; Type2<-NULL; test<-NULL; p.value<-NULL
for(col1 in 1:(c-1)) {for(col2 in (col1+1):c) {for(row1 in 1:(k-1)) {for(row2 in (row1+1):k)
{SitPer1<-c(SitPer1,dimnames(tablTypUnInd)[[2]][col1]); SitPer2<-
c(SitPer2,dimnames(tablTypUnInd)[[2]][col2]);
Type1<-c(Type1,dimnames(tablTypUnInd)[[1]][row1]); Type2<-
c(Type2,dimnames(tablTypUnInd)[[1]][row2]);
obs<-tablTypUnInd[c(row1,row2),c(col1,col2)];
p.value<-c(p.value,round(fisher.test(obs)$p.value,9))}}}}
p.mult<-data.frame(SitPer1,SitPer2,Type1,Type2,p.value)
p.mult

## Effet de la période sur le Nombre d'Enfant par Femelle Adulte
Nat<-glm(E/FA~SitPer,family=binomial,weight=FA)
# (on prend en compte FA comme nb cas possible, en supposant 1 E à la fois par FA ; > 1 E par FA
étant inattendu)
summary(Nat)
anova(Nat,test="Chisq")
# Comparaisons multiples
ESitPer<-tapply(E,list(SitPer=SitPer),sum)
ESitPer
FASitPer<-tapply(FA,list(SitPer=SitPer),sum)
FASitPer
pairwise.prop.test(ESitPer,FASitPer,p.adjust.method="bonferroni")

## Effet de la période sur le Sexe-ratio
Sex<-glm(FA/Ad~SitPer,family=binomial,weight=Ad)
summary(Sex)
anova(Sex,test="Chisq")

```

Effet de la période sur la proportion de (FA + Subadultes + Juvéniles + Enfants) au sein de la population

```
propFAImm<-glm(FAImm/Total~SitPer,family=binomial,weight=Total)
summary(propFAImm)
anova(propFAImm,test="Chisq")
# Comparaisons multiples
FAImmSitPer<-tapply(FAImm,list(SitPer=SitPer),sum)
FAImmSitPer
SBBBSitPer<-tapply(SBBB,list(SitPer=SitPer),sum)
SBBBSitPer
tablFAImmSBBB<-cbind(FAImmSitPer,SBBBSitPer)
tablFAImmSBBB
pairwise.prop.test(tablFAImmSBBB,p.adjust.method="bonferroni")
```

Table de données contenant le nombre de naissances et de FA-années par période

Effet de la période sur le Taux natalité

```
Nat2<-glm(Naiss/FAy~SitPer,family=binomial,weight=FAy)
summary(Nat2)
anova(Nat2,test="Chisq")
```

Table de données contenant uniquement les groupes reproducteurs de chaque population

Effet de la période sur la Taille des groupes reproducteurs

```
TailGR3<-glm(Total~SitPer,family=quasi(var="mu^3"))
anova(TailGR3,test="F")
# Comparaisons multiples : Méthodes des contrastes
contrastesL<-rbind(c(1,-1,0),c(1,0,-1),c(0,1,-1))
colnames(contrastesL)<-levels(SitPer)
contrastesL
TailGR3c<-glm(Total~SitPer-1,family=quasi(var="mu^3"))
adjust.esticon(TailGR3c,contrastesL,p.method="bonferroni")
```

Effet de la période sur le nombre de FA au sein d'un groupe reproducteur

```
FAGR3<-glm(FA~SitPer,family=quasi(var="mu^3"))
anova(FAGR3,test="F")
# Comparaisons multiples : Méthodes des contrastes
FAGR3c<-glm(FA~SitPer-1,family=quasi(var="mu^3"))
adjust.esticon(FAGR3c,contrastesL,p.method="bonferroni")
```


Annexe B – Éléments du script de programmation R permettant d'obtenir les effectifs projetés de la population, par l'utilisation d'une matrice de Leslie

per1 : période pré-Ebola
 per2 : période pendant Ebola
 per3 : période post-Ebola
 ff : vecteur fécondité pour la production de femelles
 fm : vecteur fécondité pour la production de mâles
 rf : taux d'immigration des femelles adultes
 rm : taux d'immigration des dos argentés
 p : vecteur taux de survie par classe d'individus
 pE : taux de survie des enfants
 pJ : taux de survie des juvéniles
 pS : taux de survie des subadultes
 pFA : taux de survie des femelles adultes
 pBB : taux de survie des dos noirs
 pSB : taux de survie des dos argentés
 X : matrice effectifs projetés par classe d'individus
 Xr : matrice contenant les ratios projetés SB/FA
 Xftot : vecteur effectifs projetés total de femelles
 Xmtot : vecteur effectifs projetés total de mâles
 XE : vecteur effectifs projetés d'enfants
 XJ : vecteur effectifs projetés de juvéniles
 XS : vecteur effectifs projetés de subadultes
 XFA : vecteur effectifs projetés de femelles adultes
 XBB : vecteur effectifs projetés de dos noirs
 XSB : vecteur effectifs projetés de dos argentés
 Xv : matrice effectifs projetés total en fonction du taux d'immigration
 XvFA : matrice effectifs projetés total en fonction du taux de survie des femelles adultes
 L1 : matrice de Leslie hors-Ebola
 L2 : matrice de Leslie pendant Ebola

 # : script pour projection à partir des effectifs observés pré-Ebola

Paramétrage de la durée de projection

t=150

T=vect<-c(1:t)

Division du temps de projection en périodes, pour ajuster des paramétrages différents selon la période

per1=vect<-c(2:3)

per2=vect<-c(4:5)

per3=vect<-c(6:t)

Définition des paramètres

ff=seq(0,0,length=26)

ff[11]<-c(0.337/2)

fm=seq(0,0,length=26)

fm[11]<-c(0.337/2)

Paramètres périodes hors-Ebola (estimés sur 3 mois ramenés à 1 an)

```

rf=0.06*3
rm=0.06*3
pE=0.92^3
pJ=0.89^3
pS=0.91^3
pFA=0.93^3
pBB=0.93^3
pSB=0.93^3
p=vec<-
c(pE,pE,pE,pE,pJ,pJ,pJ,pS,pS,pS,(pFA+rf),pE,pE,pE,pE,pJ,pJ,pJ,pS,pS,pS,pBB,pBB,pBB,pBB,(pSB+rm))

```

Paramètres période Ebola (estimés sur 3 mois ramenés à 1 an)

```

rf2=0.02*3
rm2=0.02*3
p2E=0.51^3
p2J=0.32^3
p2S=0.53^3
p2FA=0.49^3
p2BB=0.68^3
p2SB=0.68^3
p2=vec<-
c(p2E,p2E,p2E,p2E,p2J,p2J,p2J,p2S,p2S,p2S,(p2FA+rf2),p2E,p2E,p2E,p2E,p2J,p2J,p2J,p2S,p2S,p2S,p2B
B,p2BB,p2BB,p2BB,(p2SB+rm2))

```

Choix de la variation du taux d'immigration

```

v=4/100
Prf=vec<-c(rf,rf+rf*v,rf-rf*v,rf+rf*v,rf-rf)
Prm=vec<-c(rm,rm+rm*v,rm-rm*v,rm-rm,rm+rm*v)

```

Choix de la variation du taux de survie d'une classe d'individus

```

v=30/100
P=vec<-c(pE,pE+pE*v,pE-pE*v,pJ,pJ+pJ*v,pJ-pJ*v,pS,pS+pS*v,pS-pS*v,pFA,pFA+pFA*v,pFA-
pFA*v,pBB,pBB+pBB*v,pBB-pBB*v,pSB,pSB+pSB*v,pSB-pSB*v)

```

Définition des matrices effectifs

```

X=matrix(c(0),nrow=26,ncol=t)

```

```

Xr=seq(0,0,length=t)
Xr[1]=X[26,1]/X[11,1]

```

```

Xftot=seq(0,0,length=t)
Xmtot=seq(0,0,length=t)

```

```

for(j in 1:t)
{
  for(i in 1:26)
  {
    if(i<=11)
    {Xftot[j]=Xftot[j]+X[i,j]}
  }
}

```

```

        else
        {Xmtot[j]=Xmtot[j]+X[i,j]}
        }
    }

XE=seq(0,0,length=t)
XJ=seq(0,0,length=t)
XS=seq(0,0,length=t)
XFA=X[11,]
XBB=seq(0,0,length=t)
XSB=X[26,]

    for(i in 1:t)
    {
        XE[i]=X[1,i]+X[2,i]+X[3,i]+X[4,i]+X[12,i]+X[13,i]+X[14,i]+X[15,i]
        XJ[i]=X[5,i]+X[6,i]+X[7,i]+X[16,i]+X[17,i]+X[18,i]
        XS[i]=X[8,i]+X[9,i]+X[10,i]+X[19,i]+X[20,i]+X[21,i]
        XBB[i]=X[22,i]+X[23,i]+X[24,i]+X[25,i]
    }

Xv=matrix(c(0),nrow=5,ncol=t)
Xv[a,]=colSums(X)

XvFA=matrix(c(0),nrow=3,ncol=t)
XvFA[a-9,]=colSums(X)

# Matrices de Leslie :

L1=matrix(c(0),nrow=26,ncol=26)
L1[1,]<-c(ff)
L1[12,]<-c(fm)

L2=matrix(c(0),nrow=26,ncol=26)

# Pour construction des différentes matrice de Leslie suivant les variations du taux
d'immigration :
for(a in 1:5)
{
    p=vec<-
    c(pE,pE,pE,pE,pJ,pJ,pJ,pS,pS,pS,(pFA+Prf[a]),pE,pE,pE,pE,pJ,pJ,pJ,pS,pS,pS,pBB,pBB,pBB,pBB,(pSB+Pr
m[a]))

# Pour construction des différentes matrice de Leslie suivant les variations du taux de survie
(exemple pour variation de pFA) :
for(a in 10:12)
{
    p=vec<-c(pE,pE,pE,pJ,pJ,pJ,pS,pS,P[a],pE,pE,pE,pJ,pJ,pJ,pS,pS,pBB,pBB,pBB,pBB,pSB)

# Construction de la matrice de Leslie hors-Ebola

i=2
for (j in 1:26)

```

```

{
    if(j==11)
        {i=i-1}
    if(j==12)
        {i=i+1}
    if(j==26)
        {i=i-1}
    L1[i,j]<-c(p[j])
    i=i+1
}

```

Construction de la matrice de Leslie pendant Ebola

```

i=2
for (j in 1:26)
{
    if(j==11)
        {i=i-1}
    if(j==12)
        {i=i+1}
    if(j==26)
        {i=i-1}
    L2[i,j]<-c(p2[j])
    i=i+1
}

```

Réalisation de la projection

à partir des effectifs observés pré-Ebola

```

X[,1]=vect<-c(13,13,13,8.5,8.5,8.5,18,18,133,13,13,13,8.5,8.5,18,18,7,7,7,7,68)

```

```

for(i in per1)
{
    X[,i]=L1%%X[,i-1]
    Xr[i]=X[26,i]/X[11,i]
    if(Xr[i]<=0.55)
        {rf=0
         rm=0.06*3}
    else
        {rf=0.06*3
         rm=0}
}

```

```

for(i in per2)
{
    X[,i]=L2%%X[,i-1]
    Xr[i]=X[26,i]/X[11,i]
    if(Xr[i]<=0.55)
        {rf2=0
         rm2=0.02*3}
    else
        {rf2=0.02*3

```

```

                rm2=0}
    }

    for(i in per3)
    {
        X[,i]=L1%*%X[,i-1]
        Xr[i]=X[26,i]/X[11,i]
        if(Xr[i]<=0.55)
            {rf=0
             rm=0.06*3}
        else
            {rf=0.06*3
             rm=0}
    }

```

à partir des derniers effectifs observés post-Ebola

```

XfpostE=vect<-c(0.75,0.75,0.75,0.75,0.33,0.33,0.33,0.66,0.66,13,0.75,0.75,0.75,0.75,0.33,
0.33,0.33,0.66,0.66,0.25,0.25,0.25,0.25,10)
X[,1]<-c(XfpostE)

```

```

    for(i in 2:t)
    {
        X[,i]=L1%*%X[,i-1]
        Xr[i]=X[26,i]/X[11,i]
        if(Xr[i]<=0.55)
            {rf=0
             rm=0.06*3}
        else
            {rf=0.06*3
             rm=0}
    }

```

à partir des derniers effectifs observés post-Ebola, sans prendre en compte l'immigration

```

    for(i in 2:t)
    {
        X[,i]=L1%*%X[,i-1]
    }
}

```


Annexe C – Résultats des tests statistiques de comparaisons multiples entre les différentes périodes d'étude des populations de Romani et de Lokoué, concernant la :

A – proportion de d'immatures plus femelles adultes

B – proportion d'individus vivant en groupe

C – proportion d'individus vivant en groupe reproducteur, en groupe non reproducteur, ou solitaire

D – taille des groupes reproducteurs

Romani : R1 : 2005-2006, R2 : 2008-2010 ; Lokoué : LBE : avant Ebola, LAE1 : 2 ans après Ebola, LAE2 : 6 ans après Ebola (détails dans [Tableau I – Chapitre 4](#))

A –

Analyse de déviance :

glm, famille = binomial, link = logit

$\chi^2 = 19,750$ $df = 4$ $p = 5,6e-04$

Comparaisons multiples :

test t avec correction de Bonferroni

$df = 8$

valeurs des p ajustés :

	LBE	LAE1	LAE2	R1
LAE1	0,080	-	-	-
LAE2	1,000	1,000	-	-
R1	0,101	1,000	1,000	-
R2	0,007	1,000	1,000	1,000

B –

Analyse de déviance :

glm, famille = binomial, link = logit

$\chi^2 = 26,498$ $df = 4$ $p = 2,5e-05$

Comparaisons multiples :

test t avec correction de Bonferroni

$df = 8$

valeurs des p ajustés :

	LBE	LAE1	LAE2	R1
LAE1	2,8e-05	-	-	-
LAE2	0,990	1,000	-	-
R1	0,033	0,429	1,000	-
R2	0,011	1,000	1,000	1,000

Test Chi² :
 $\chi^2 = 32,251$ $df = 8$ $p = 8,4e-05$
Comparaisons multiples :

test de Fisher

df = 29

correction de Bonferroni : α corrigé = 0,0017

Type Unité 1	Type Unité 2	Population 1	Population 2	p
GNR	GR	LBE	LAE1	0,753571845
GNR	GR	LBE	LAE2	0,402417485
GNR	GR	LBE	R1	0,247801563
GNR	GR	LBE	R2	0,718438138
GNR	GR	LAE1	LAE2	1
GNR	GR	LAE1	R1	1
GNR	GR	LAE1	R2	0,515704177
GNR	GR	LAE2	R1	1
GNR	GR	LAE2	R2	0,343924535
GNR	GR	R1	R2	0,175940493
GNR	S	LBE	LAE1	0,001535446
GNR	S	LBE	LAE2	0,071961569
GNR	S	LBE	R1	0,002554473
GNR	S	LBE	R2	0,038295873
GNR	S	LAE1	LAE2	0,614624506
GNR	S	LAE1	R1	0,469992064
GNR	S	LAE1	R2	0,171272780
GNR	S	LAE2	R1	1
GNR	S	LAE2	R2	0,692451494
GNR	S	R1	R2	0,605663667
GR	S	LBE	LAE1	0,000053910
GR	S	LBE	LAE2	0,090172763
GR	S	LBE	R1	0,005187067
GR	S	LBE	R2	0,001120351
GR	S	LAE1	LAE2	0,117593523
GR	S	LAE1	R1	0,041579076
GR	S	LAE1	R2	0,12548665
GR	S	LAE2	R1	1
GR	S	LAE2	R2	0,647594446
GR	S	R1	R2	0,508581059

C –

Analyse de déviance :

glm, quasi vraisemblance

 $F(4, 65) = 3,653$ $p = 9,6e-03$ Comparaisons multiples :

test t avec correction de Bonferroni

df = 8

Population 1	Population 2	p ajusté
LBE	LAE1	1,6e-4
LBE	LAE2	0,620
LBE	R1	1,000
LBE	R2	1,000
LAE1	LAE2	1,000
LAE1	R1	0,022
LAE1	R2	0,022
LAE2	R1	1,000
LAE2	R2	0,740
R1	R2	1,000

D –

Annexe D – Composition de la population de Romani à la fin des périodes d'étude

R1 : 2005-2006 ; R2 : 2008-2010 (détails dans [Tableau I – Chapitre 4](#)) ; DA : dos argentés (silverbacks) ; FA : femelles adultes ; DN : dos noirs (blackbacks) ; Sub : subadultes ; Juv : juveniles ; E : enfants ; NI : non identifiés. (unités émigrantes) ; unités immigrantes ; *unités ayant changé de statut*.

Période	Type d'unité	Nom	Total	DA	FA	DN	Sub	Juv	E	NI
R1	Groupes non reproducteurs	(Cléopatra)	4		1			2	1	
		(Dave)	4			1	1	2		
		<i>Ludo+JC</i>	2			2				
	Groupes reproducteurs	Androgyn	8	1	3		2		1	1
		(Charly)	9	1	2		2	3	1	
		(Ebekou)	9	1	5			1	2	
		(Goliath)	6	1	1		2	1	1	
		(GR1)	6	1	1	2	2			
		Halloween	7	1	1	1	2	1	1	
		(Kesako)	6	1	3		1	1		
		(King)	5	1	2		2			
		(Œdipe)	5	1	1	1	1	1		
		<i>Rémus</i>	11	1	1	3	3	3		
		Ritchie	4	1	3					
		(Romulus)	11	1	2	1	4	2	1	
		Sergio	11	1	4		1	4	1	
		Trio	7	1	4		1		1	
		<i>Ukundu</i>	8	1	2	1		4		
	Solitaires	(BB13)	1			1				
		(Connu)	1	1						
		Dali	1	1						
		Djomo	1			1				
		(Doudou)	1			1				
		(Gémini)	1			1				
		Hadès	1			1				
		(Jerry)	1			1				
		José	1	1						
		Katikati	1	1						
		(Kéni)	1			1				
		(Kiki)	1			1				
		Kimi	1			1				
		Kitoko	1	1						
		Kodongolo	1	1						
		Kokima	1	1						
		<i>Murphy</i>	1	1						
		Orphé	1	1						
		Papillon	1	1						

Annexe D (suite)

R1	Solitaires	(Persistant)	1		1			
(suite)	(suite)							
		(Riba)	1	1				
		(SubJuv1)	1			1		
		(Tom)	1	1				
		(Upé)	1			1		
		Vidole	1	1				
		(Yo)	1	1				
R2	Groupe non reproducteurs	<i>Ukundu</i>	10	1		5	4	
		<i>Zolo</i>	2				2	
	Groupe reproducteurs	Androgyn	7	1	3		2	1
		Halloween	12	1	1	6	3	1
		<i>Murphy</i>	3	1	1		1	
		<u>Papounet</u>	11	1	4	2		1 3
		<u>Ribambel</u>	4	1	1		2	
		Ritchie	9	1	4			2 2
		Sergio	12	1	4	1	2	2 2
		Trio	14	1	5			4 4
	Solitaires	Dali	1	1				
		Djomo	1	1				
		Hadès	1	1				
		<u>Indie</u>	1			1		
		<i>JC</i>	1			1		
		<u>BB1 de GNR(0907)1</u>	1			1		
		José	1	1				
		Katikati	1	1				
		Kimi	1			1		
		Kitoko	1	1				
		Kodongolo	1	1				
		Kokima	1	1				
		<i>Ludi</i>	1			1		
		<i>Ludo</i>	1			1		
		<u>Lutin</u>	1	1				
		Orphé	1	1				
		Papillon	1	1				
		Vidole	1	1				
		<u>Rega</u>	1	1				
		<u>Steph</u>	1	1				
		<u>Yeti</u>	1	1				

Annexe E – Décompte des différents mouvements migratoires constatés au sein de la population de Romani au cours de la période d'étude (2005-2010)

A - Mouvements migratoires constatés au cours de 2005-2006 (R1)

B - Mouvements migratoires constatés au cours de 2008-2010 (R2)

C – Transferts ayant eu lieu entre R1 et R2

Les émigrations comptabilisées en R1 incluent les départs d'une unité entre la dernière observation de l'unité en R1 et sa première observation en R2. À l'inverse, les immigrations comptabilisées en R2 incluent les arrivées dans une unité entre la dernière observation de l'unité en R1 et sa première observation en R2.

GR : groupe reproducteur ; GNR : groupe non reproducteur ; S : solitaire. DA : dos argenté ; FA : femelle adulte ; DN : dos noir ; SubM : subadulte mâle ; SubF : subadulte femelle ; SubU : subadulte de sexe inconnu ; Juv : juvénile ; E : enfant.

immigration avec ou sans FA

croissance GR par acquisition FA ou SubF

transfert femelles vers accès reproduction

GR perd FA

mort (ou présumé) ou émigration avec FA

formation GR

A - R1

	Provenance	Destination	Classes d'âge								Total
			DA	FA	DN	SubM	SubF	SubU	Juv	E	
Immigrations		GR	3	3			2	2	5	0	15
		GNR			3			1	2		6
	Total		0	3	6	0	2	3	7	0	21
Emigrations		GR	6	1				4	2	2	15
		GNR			3			6	9		18
	Total		0	6	4	0	0	10	11	2	33
Emigrations d'unités complètes		GR (n=8)	8	17	4		2	12	9	5	57
		GNR (n=2)		1	1			1	4	1	8
		S	4		8			1			13
	Total		12	18	13	0	2	14	13	6	78
Transferts	GR	GR	1								1
	GR	GNR									0
	GR	S									0
	GNR	GR									0
	GNR	GNR									0
	GNR	S									0
	S	GR									0
	S	GNR	1		1						2
Total			1	1	1	0	0	0	0	0	3

Annexe E (suite)

B - R2

	Provenance	Destination	Classes d'âge								Total	
			DA	FA	DN	SubM	SubF	SubU	Juv	E		
Immigrations		GR		6	3		3	7	3	1	23	
		GNR			2		1	5	1		9	
	Total		0	6	5	0	4	12	4	1	32	
Immigrations d'unités complètes		GR (n=1)	1	4	1			1	1	3	11	
		GNR									0	
		S	5		2						7	
	Total		6	4	3	0	0	1	1	3	18	
Emigrations		GR		3	1			2	1	3	10	
		GNR		1	1		1	2		1	6	
	Total		0	4	2	0	1	4	1	4	16	
Transferts		GR									0	
		GR			1	10	2	1	2	2	1	19
		GR									0	
		GNR				7		1	2		10	
		GNR				10		2	1		13	
		GNR		2		7					9	
		S		2		1					3	
		S				4					4	
	Total		4	1	39	2	4	5	2	1	58	

C - Transferts ayant eu lieu entre R1 et R2

			Classes d'âge								
	Provenance	Destination									Total
			DA	FA	DN	SubM	SubF	SubU	Juv	E	
Transferts	GNR	GNR	1		1						2
	GNR	S			2						2
	S	GNR	1								1
	Total		2	0	3	0	0	0	0	0	5

« La connaissance et la compréhension de notre monde est une extrême richesse. La partager est sagesse.

L'autre sait des choses que je ne sais pas ; je sais des choses que l'autre ne sait pas. L'un comme l'autre croyons savoir des choses, et nous ne saurons peut-être jamais qui a tort ou raison.

C'est maintenant que nous pouvons contribuer à cette richesse. La discussion, le débat d'idées, et nos arguments réciproques ne nous feront que progresser. »

*Pensée de mirador, un jour où la différence
culturelle ne facilitait pas les choses :-)*